Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung

herausgegeben von

E. Abderhalden.

8. Band.

URBAN & SCHWARZENBERG







FORTSCHRITTE

DER

NATURWISSENSCHAFTLICHEN FORSCHUNG.

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. EMIL ABDERHALDEN,

DIREKTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTES DER UNIVERSITÄT HALLE a. S.

ACHTER BAND.

MIT 217 TEXTABBILDUNGEN UND 1 TAFEL.

URBAN & SCHWARZENBERG

BERLIN — N., FRIEDRICHSTRASSE 105b

WIEN — I., MAXIMILIANSTRASSE 4

1913.

Inhaltsverzeichnis.



Der gegenwärtige Stand der Forschungen auf dem Gebiete der Metallographie.

Von **W. Guertler**, Berlin-Grunewald.

Die beiden Wissenschaften Physik und Chemie sind von den ersten Anfängen ihrer Entstehung an fast bis in unsere Tage selbständig und beinahe fremd nebeneinander hergegangen. In der Tat besteht, so nahe beide beieinander liegen, eine tiefgreifende Wesensverschiedenheit und man hat wohl nicht mit Unrecht behauptet, daß niemand im Innersten Chemiker und Physiker zugleich sein könne, und daß man bei einem Gelehrten, der in gleicher Weise auf beiden Gebieten arbeitet, doch stets mit absoluter Sicherheit entscheiden könne, ob er seinem innersten Wesen nach Chemiker oder Physiker sei. Die Physik beschäftigt sich mit den allgemeinen Eigenschaften, die allen Stoffen oder wenigstens einer mehr oder weniger großen Körperklasse gemeinsam sind. Die Chemie studiert die besonderen Eigenschaften, durch die die einzelnen Körper sich voneinander unterscheiden. Die Physik verfolgt in den aus Kraft und Stoff gewobenen Erscheinungswelten den Makrokosmos der unumstößlichen Gesetze, denen alles folgt, die Chemie den Mikrokosmos des eigenwilligen Atoms. Die Physik ist allgemein, die Chemie individuell. Physikalische Erkenntnisse lassen sich durch Rechnung und logisches Denken gewinnen. Erkenntnisse der reinen Chemie lassen sich nur durch das Experiment gewinnen. Die Physik ist im wesentlichen deduktiv, die Chemie induktiv. Der Physiker grübelt lieber als der Chemiker, der es vorzieht, die Atome aufeinander wirken zu lassen und ihrem Spiele zuzusehen. Deshalb gehört die Physik ihrem Wesen nach zur Mathematik und zur Philosophie und damit sozusagen zu den nachdenklichen Wissenschaften, während die Chemie zusammen mit der Mineralogie, Botanik, Zoologie usw. ihr innerstes Wesen in der direkten und objektiven Naturbeobachtung findet.

Es ist darum eine merkwürdige Erscheinung, daß gerade die moderne Verschmelzung von Physik und Chemie, die sich speziell mit dem Ineinandergreifen der Probleme von beiden Seiten beschäftigt, so ganz eminent fruchtbar geworden ist und nicht allein die Entwicklung theoretischer Erkenntnis in ungeahnter Weise gefördert, sondern auch gerade rein tech-

nische Probleme nach langen vergeblichen empirischen Forschungen fast spielend einer Lösung entgegengeführt hat.

Aus dieser allgemeinen Verbindung der beiden Wissenschaften, die wir als physikalische Chemie bezeichnen, sind nun bereits eine ganze Reihe von Zweigwissenschaften hervorgegangen, und eine unter diesen, vielleicht nicht die geringste, wenn man die Geschwindigkeit ihrer Entwicklung in Betracht zieht, ist die moderne Metallographie. Sie ist ihrem Namen nach die Lehre von den metallischen Substanzen.

Abgrenzung der „Metallographie“.

Als metallische Substanzen kennen wir erstens reine Metalle. Von unseren Elementen sind etwa 80 ganz unzweifelhaft als Metalle aufzufassen, weitere 5 tragen mehr oder weniger vollständig die Kennzeichen metallischer Substanzen, und die übrigbleibenden 10 faßt man als Stoffe auf, die erst bei höherer oder sehr hoher Temperatur den metallischen Zustand erreichen, oder die ihn überhaupt nicht erreichen können, weil sie längst, ehe sie diesen Zustand erreichen können, in den gasförmigen Zustand übergegangen sind, in welchem eine strenge Unterscheidung zwischen metallischen und nichtmetallischen Zuständen nicht mehr möglich ist. So umfaßt die Metallographie zunächst fast die ganze Lehre von den reinen Elementen.

Die zweite Art metallischer Substanzen sind die Legierungen. Durch Vereinigung der Metalle unter sich entstehen immer wieder nur Legierungen, d. h. Substanzen mit metallischen Eigenschaften und man sieht daraus ohne weiteres, daß überhaupt von allen Kombinationsmöglichkeiten der Elemente untereinander mindestens $^9/_{10}$ zu den Legierungen gehören. Ja sogar die Vereinigungen metallischer Substanzen mit nicht metallischen, wie Sauerstoff, Schwefel usw., haben zum großen Teil immer noch metallischen Charakter; es sei nur an die mineralisch vorkommenden Schwermetalloxyde und Sulfide usw. mit deutlich metallischen Eigenschaften erinnert.

Erst beim Übergang zu den Verbindungen mit den Halogenen: Jod, Brom, Chlor und Fluor verliert sich mehr oder weniger vollständig der metallische Charakter, und zwar besonders schnell bei den Verbindungen derjenigen Metalle, welche wir, wie z. B. Thallium, Natrium, Magnesium usw., als die Elemente mit dem energischsten Metallcharakter auffassen. Hier bemerken wir sogar schon in der Reihe Tellur—Selen—Schwefel—Sauerstoff oder Antimon—Arsen—Phosphor—Stickstoff oder Silizium—Kohlenstoff ein sehr baldiges Verschwinden der metallischen Eigenschaften. Mehr oder weniger geht mit diesem Verschwinden das Auftreten der Wasserlöslichkeit Hand in Hand und wir beobachten hier einen Übergang zu den salzartigen Substanzen.

Diese salzartigen Substanzen von chemischen Gesichtspunkten aus betrachtet bilden nun das Reich der schon früh weitentwickelten anorganischen Chemie. Eine ungeheure Fülle chemischer Substanzen ist hier auf-

gefunden, neu gewonnen, beschrieben und diskutiert, und man hat vollständig vergessen oder übersehen, daß dieses ganze Gebiet nur ein kleines Teilgebiet von wenigen Prozenten aus dem unendlichen Bereiche der Kombinationsmöglichkeiten der Elemente untereinander darstellt. Der größte Teil der anorganischen Chemie ist eine Chemie der Oxyde und ihrer Verbindungen miteinander. Würden wir das Element Sauerstoff streichen und vielleicht die Halogene dazu, so würde von der ganzen anorganischen Chemie nicht mehr viel übrig bleiben. Erst in unseren Tagen hat man sich auf das weite Reich besonnen, das außerhalb der genannten intensiv erforschten wenigen Prozente liegt.

Wo in den chemischen Stoffen der anorganischen Chemie mehrere Metalle gleichzeitig auftreten, wie beispielsweise in Bariumchromat oder Ferrizyankalium usw., ist immer Sauerstoff, ein Halogen oder irgend ein anderes Metalloid der Vermittler der Metalle miteinander, und es ist eigentlich eine merkwürdige Erscheinung, daß diese gewissermaßen indirekten und komplizierten Beziehungen der Metalle zueinander viel früher und reichlicher entwickelt und erforscht sind, als die Beziehungen der Metalle selbst direkt zueinander.

Von der Entwicklung der Metallographie.

Wie läßt sich die Vernachlässigung dieses einfacheren und umfassenderen Gebietes gegenüber dem speziellen Gebiet der anorganischen Chemie erklären?

Der erste Grund lag in dem geringeren Interesse, das die Metalllegierungen dem Chemiker zu bieten schienen. Es ist ein allgemein beobachteter Satz, daß je verschiedener zwei Elemente sind, die man miteinander in Verbindung bringt, desto mehr die Eigenschaften des erhaltenen Produktes sowohl von den Eigenschaften der beiden Ausgangselemente, wie von den Eigenschaften eines gedachten Körpers, der in der Mitte zwischen den beiden Ausgangselementen seinen Eigenschaften nach liegen würde, abweichen können. Man erhielt deshalb Körper mit neuen unerwarteten und erstaunlichen Eigenschaften immer gerade dann, wenn man möglichst ausgeprägte Metalle mit möglichst ausgeprägten Metalloiden in Verbindung brachte. So muß beispielsweise die erste Erkenntnis, daß das gelbe grüne giftige Gas Chlor sich mit dem feuergefährlichen, alle wässerigen Flüssigkeiten unter fast explosiven Erscheinungen zersetzenden Natrium zu gewöhnlichem Kochsalz verbindet, im ersten Moment eine ganz unglaubhafte Überraschung gewesen sein. Die Vereinigung zweier einander nahestehender Elemente miteinander, wie z. B. eine Legierung aus Gold und Silber, kann solche Überraschungen nicht bringen. Hier kommt der entgegengesetzte Satz zur Geltung, daß je näher zwei miteinander in Verbindung gebrachte Elemente ihrem ganzen Charakter nach stehen, desto mehr auch die Eigenschaften des Produktes einfach einen Mittelwert zwischen den Eigenschaften der Ausgangselemente darstellen.

Die letzte Zeit hat nun aber gelehrt, daß dieser Satz doch nur sehr äußerlicher Natur ist. Die Verwendung der Metallegierungen in der Technik

ist ja eine ganz außerordentlich mannigfaltige, und es werden wohl an keine Materialien so verschiedenartige Anforderungen zu den allerheterogensten Zwecken gestellt, wie gerade an die Metallegierungen. Dies hat zur Folge gehabt, daß unsere durch das Bedürfnis geschärften Augen mit besserer Aufmerksamkeit sich auch geringeren Unterschieden der Eigenschaften zugewendet haben, und heutzutage rechnen die Fälle, wo man irgend eine Eigenschaft einer herzustellenden Legierung einfach als Mittelwert aus den Eigenschaften der Ausgangsmetalle berechnen kann, schon durchaus zu den Ausnahmen.

Der zweite Grund dafür, daß das Problem der Metallegierungen so lange geschlummert hat, liegt in der Machtlosigkeit der experimentellen Hilfsmittel früherer Zeiten, die Probleme in Angriff zu nehmen. In einem Gemisch anorganischer Substanzen gestattet die Verschiedenheit ihrer Eigenschaften und ihres Aussehens im allgemeinen mit ziemlicher Leichtigkeit, die verschiedenen Stoffe in einem Gemisch nebeneinander aufzufinden und durch allerhand geeignete mechanische oder chemische Mittel voneinander zu isolieren. Wie aber sollte man gleiche Prozesse bei einer Legierung ausführen? Ein mehr oder weniger ausgeprägter Glanz, ein feinerer oder gröberer Bruch, eine mehr oder wenig deutlich hervortretende krystalline Struktur, gelegentlich auch eine abweichende Farbe waren die einzigen Erscheinungen, die man in dieser Beziehung bei den Legierungen beobachten konnte, ihre Undurchsichtigkeit trug weiter dazu bei, im wörtlichen Sinne ihren inneren Aufbau in ein vollkommenes Dunkel zu hüllen.

In diesem Punkte nun hat die Entwicklung der modernen physikalischen Chemie helfend eingegriffen, sie hat die Mittel geliefert, durch scheinbar weithergeholte indirekte physikalische Methoden den inneren Zustand dieser Legierungsmassen aufzuklären und zunächst einmal die erste große Frage zu beantworten: was überhaupt Legierungen ihrem Wesen und ihrem Aufbau nach sind. Noch im Jahre 1893 konnte man in einer wissenschaftlichen Abhandlung das vergnügte Resultat lesen: „Was man nicht definieren kann, das sieht man als Legierung an.“ In der Tat würde auch heutigentags noch der Laie auf diese Frage wohl nie eine Antwort zu geben wissen und höchstens in allgemeinen Umrissen die Legierungen mit den Gläsern oder, wenn er das Richtige träfe, mit den Gesteinen vergleichen. Auch die wissenschaftliche Welt, die physikalischen und chemischen Anschauungen schon näher steht, wird sich noch in Zweifeln die Frage vorlegen: Handelt es sich hier um chemische Verbindungen oder um physikalische Lösungen?

Innerer Aufbau der Legierungen.

Nun, die Frage, was Legierungen im allgemeinen sind, läßt sich heute glücklicherweise voll befriedigend beantworten.

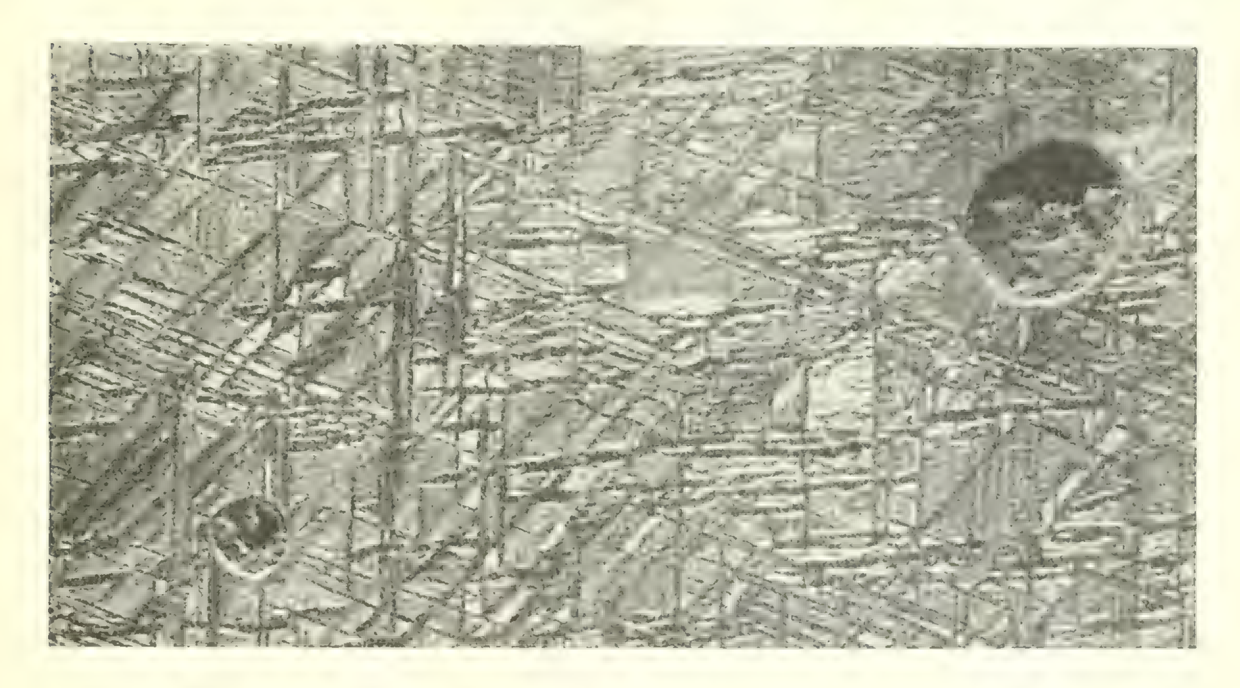
Alle Legierungen bestehen aus einem Konglomerat von Krystallen. Diese Krystalle können verschiedener oder gleicher Art sein. Die Legierungen sind in ihrem inneren Aufbau vollkommen analog den bekannten

Gesteinsmassen, bei denen wir auch solche unterscheiden, die nur eine einzige Krystallart enthalten, wie beispielsweise Marmor und dergleichen, und solche, die verschiedene Bestandteile aufweisen, wie beispielsweise der Porphyr und der Granit. Der einzige Unterschied besteht darin, daß bei den Metallegierungen dieser Aufbau wegen ihrer Undurchsichtigkeit nicht ohne weiteres mit dem bloßen Auge zu bemerken ist.

Man greift deshalb zu einem Hilfsmittel, man stellt sich eine fein polierte Schlifffläche der betreffenden Legierung her und ätzt sie durch geeignete chemische Reagenzien an. Die einzelnen Krystalle, die durch die Schlifffläche getroffen werden, werden dann mit verschiedener Geschwindigkeit von den Ätzmitteln angegriffen, und es bildet sich eine gewisse Zeichnung aus. Bei den künstlich dargestellten Legierungen sind nun die



Fig. 1.

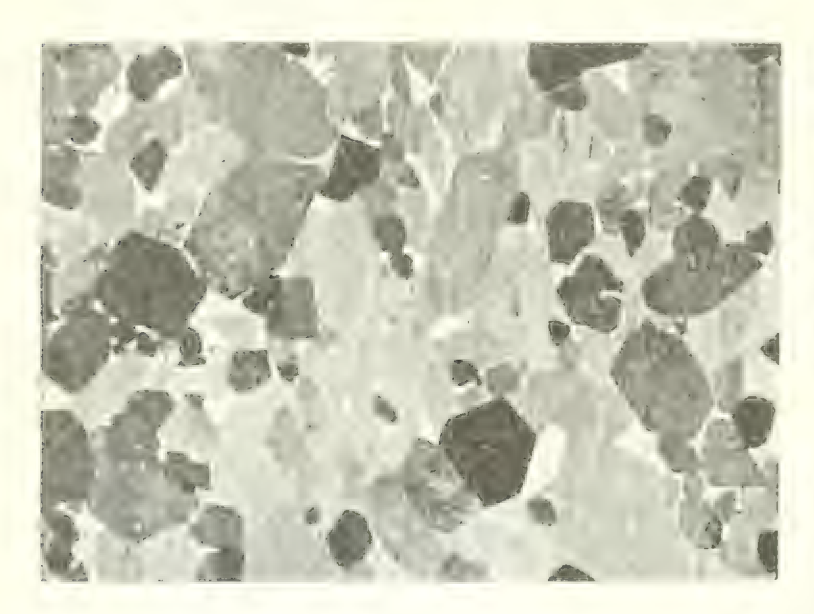


Schliffbild eines natürlichen Meteoriten (Nickel-Eisen-Legierung). Das ganze Bild wird von einem einzigen Primärkrystall umfaßt. 5fach vergrößert.

einzelnen Krystallindividuen so klein, daß wir, um diese Zeichnung zu erkennen, immer noch das Mikroskop nötig haben. In Legierungen, die im natürlichen Zustande vorkommen, beispielsweise in den in der Hauptmasse aus einer Eisennickellegierung bestehenden Meteoriten, haben die einzelnen Krystalle infolge sehr allmählicher Abkühlung einen ganz erheblich größeren Durchmesser erhalten, und so kann man gelegentlich in Museen Schliffflächen dieser Eisennickellegierungen antreffen, die schon bei der Beobachtung mit dem bloßen Auge ganz außerordentlich schöne Krystallstrukturen aufweisen. In Fig. 1 ist eine solche Struktur im Bilde wiedergegeben, die Reproduktion ist zweimal kleiner als das Original, so daß daraus schon erkennbar ist, wie ausgezeichnet schön die Krystallstruktur bei diesen Meteoriten in Erscheinung tritt.

Bei künstlichen Legierungen brauchen wir, wie gesagt, das Mikroskop, um die Strukturen erkennen zu können, da sie hier außerordentlich viel feiner sind.

Fig. 2.



Schliffbild einer Nickel-Wismut-Legierung mit schön ausgebildeten Krystallen eines Nickel-Bismutides. 50fach vergrößert.

Da die metallischen Substanzen nicht durchsichtig sind, mußte ein eigener Mikroskoptypus für diese geschaffen werden. Das Prinzip der neuen Instrumente ist das, daß das Licht von oben her senkrecht auf die Schlifffläche aufgeworfen und von dieser in das Objektiv hinein reflektiert wird. Eine ganze Reihe von verschiedenen Konstruktionen mit mehr oder weniger ähnlichen Prinzipien ist in letzter Zeit ausgeführt worden. Betrachtet man nun mit einem solchen Instrument die metallische Schlifffläche, so kann man die allermannigfaltigsten Zeichnungen erblicken. Um nur ungefähr eine Anschauung davon zu geben, wie diese Strukturen etwa aussehen, sind die Fig. 2, 3 und 4 beigegeben. In Fig. 2 und 4 erkennt man deutlich die Konturen, die sich nach einem gewissen krystallographischen System richten. In Fig. 3 ist eine etwas andere Form wiedergegeben, welche fast die häufigere ist. Wir sehen lange Nadeln, die das ganze Bild durchziehen, und von diesen in regelmäßiger Anordnung gewisse Seitenverzweigungen ausstrahlen. Dieser Krystallhabitus wird als Dendriten bezeichnet. Die meisten Krystalle elementarer Metalle wachsen mehr oder weniger in dieser Form, indem nicht in jedem Moment des Wachstums kleine abgegrenzte Metallindividuen mit ebenen Abgrenzungsflächen vorliegen, sondern mehr

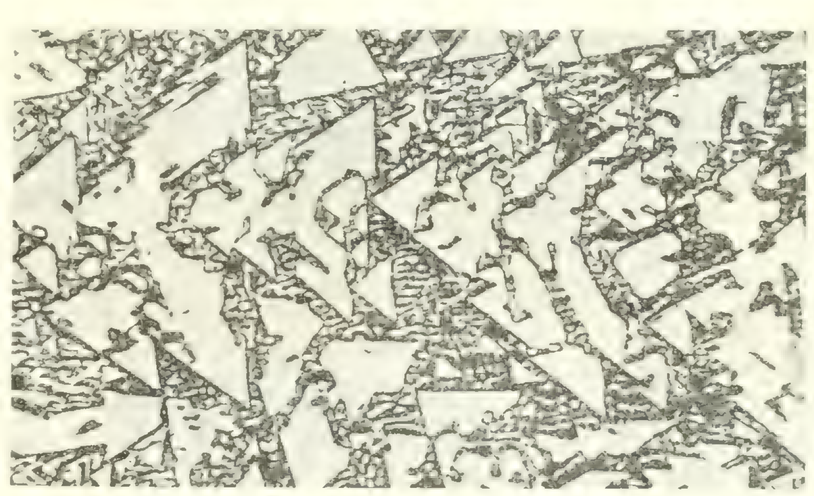
Fig. 3.



Schliffbild einer Bronze mit schön ausgebildeten „Dendriten" aus zinnhaltigen Kupferkrystallen. 5fach vergrößert.

nach Art der Schneekrystalle skelettartige Gebilde. Von einem Mittelstamm ausgehend, wachsen nach allen Richtungen Seitenzweige, und von diesen Seitenzweigen gehen wieder feinere Verästelungen ab. Beim regulären Krystallsystem, dem die meisten reinen Metalle angehören, sind diese Verästelungen oft nach drei zueinander senkrechten Richtungen im Raume orientiert. Die einzelnen Krystalle wachsen, indem zuerst der Mittelstamm in weiter Ausdehnung anschießt und dann von diesen die Seitenverzweigungen ausgehen, soweit es die Berührung mit den gleichzeitig wachsenden Nachbarkrystallindividuen zuläßt. Das Ganze bildet schließlich ein verfilztes Konglomerat solcher Dendriten, in dessen Zwischenräumen und Maschen sich die Restsubstanz sammelt, welche in der flüssigen Legierung enthalten war, aber von diesen Dendriten nicht aufgenommen wurde. Das Ganze gleicht seiner inneren Struktur nach einem wirren Haufen von Tannenbäumen, die etwa in einer Eismasse eingefroren sind. Der in Fig. 3 wiedergegebene Querschnitt zeigt diese Struktur ganz deutlich.

Fig. 4.



Schliffbild einer Eisen-Silizium-Legierung mit schön ausgebildeten Krystallen eines Eisen-Silizides. 60fach vergrößert.

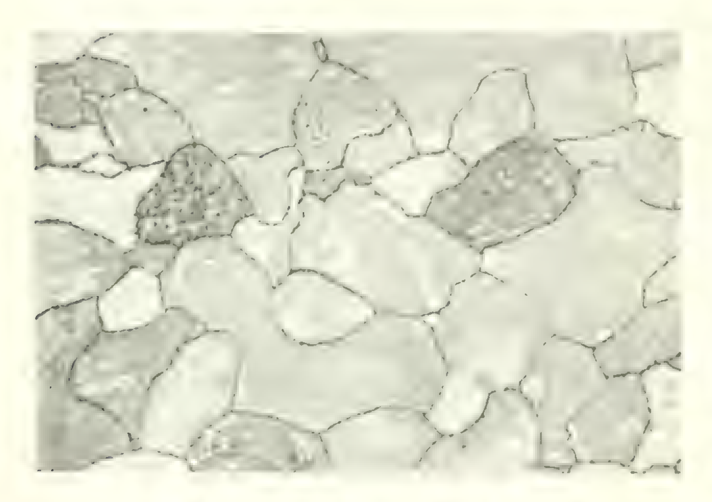
Am wenigsten ausgeprägt sind die Krystallformen in denjenigen Metallen oder Legierungen, die nur eine einzige Krystallart enthalten, hier wachsen in den meisten Fällen die einzelnen Krystalle in der Schmelze gleichzeitig nebeneinander, bis sie in irgend welchen zufälligen Grenzlinien zusammenstoßen und die Krystallisation damit ihr Ende erreicht. Kein Krystall hat die Möglichkeit sich frei und ohne äußere Hemmungen auszubilden und seine krystallographischen Eigentümlichkeiten zu zeigen. Erst eingehenderes Studium der einzelnen ganz unregelmäßig erscheinenden Krystallkörner beweist, daß in der Tat jedes einzelne für sich einen einheitlichen krystallinen Aufbau besitzt. Solche Schliffbilder von Metallmassen, die nur aus einer Krystallart bestehen, sind in Fig. 5 und 6 wiedergegeben. Die erstere zeigt ein Aggregat von Krystallen aus reinem Eisen, die letztere ein solches aus Nickel-Chromkrystallen, wobei jeder Krystall Eisen und Chrom gleichzeitig und im selben Verteilungsverhältnis enthält.

Die Phasengesetze.

Dies Vorhergesagte soll alles nur dazu dienen, einen ungefähren Einblick in den inneren Gefügeaufbau der Legierungen zu geben. Die wissen-

schaftlichen und technischen Probleme erfordern eine genauere Klarlegung der Gesetze, nach denen sich dieses innere Krystallgefüge bei der Krystallisation der Legierungen aus der Schmelze aufbaut. Diese Gesetze wurden gewonnen mit Hilfe der von *Gibbs* aufgestellten sogenannten Phasenregel. Man bezeichnet wissenschaftlich jeden neuen Zustand, den man innerhalb eines untersuchten Systems auffinden kann, als eine neue „Phase“. So zählen beispielsweise die verschiedenen Krystallarten, die man in einer Legierung vorfinden kann, jede für sich als eine besondere Phase. Als eine weitere Phase tritt die Schmelze hinzu, und da man Fälle kennt, in denen eine Legierung beim Schmelzen sich in zwei verschiedene Flüssigkeiten, wie Öl und Wasser, trennt, so ist in diesen Fällen jede dieser beiden verschiedenen, nicht über eine gewisse Grenze hinaus ineinander löslichen Schmelzen für sich als eine besondere Phase zu rechnen. Endlich kommt noch als letzte Phase der gasförmige Zustand hinzu, der immer nur eine einzige Phase bildet, weil im gasförmigen Zustand alle Stoffe unbegrenzt ineinander löslich sind und ein Zerfall etwa in zwei getrennte Gase wegen ungenügender gegenseitiger Löslichkeit nicht denkbar ist.

Fig. 5.



[illegible]

Fig. 6.



Schliffbild einer Nickel-Chrom-Legierung. Nur eine Art von Krystallen enthaltend. 136fach vergrößert.

Die gasförmige Phase hat bei Legierungen vorläufig wenig Interesse. Sie kommt in der Hauptsache nur bei Amalgamen in Betracht und hat auch hier nur mehr für den Theoretiker Bedeutung. Wir beschäftigen uns deshalb nur mit den flüssigen und krystallinen Phasen.

Als äußere Faktoren, die das System beeinflussen könnten, kommen nun allerhand Einflüsse in Frage, z. B. Temperatur, Druck, magnetisches Feld, Aufladung auf ein gewisses elektrisches Potential usw. Nur die Einflüsse des Druckes und der Temperatur sind bisher umfassend behandelt worden. Aber auch der Einfluß des Druckes ist bei den Legierungen nur

von sehr geringer Bedeutung, solange nicht Verdampfung und damit das Auftreten der Gasphase ins Spiel kommt. Mit dieser ist eine starke Volumenvermehrung verbunden, und der äußere Druck gewinnt dann sofort einen großen Einfluß auf das System. So lange es sich aber nur um Umsetzungen zwischen flüssigen und krystallinen Phasen handelt, sind die Volumenänderungen gering, und dementsprechend klein auch der Einfluß des Druckes, der im allgemeinen gänzlich vernachlässigt werden kann.

So bleibt als allein wichtiger Faktor zunächst nur die Temperatur, und die erste Aufgabe der modernen Metallographie war, die Zustandsänderungen der Metalle mit der Temperatur zu verfolgen.

Variiert man die Temperatur einer Legierung, so beobachtet man stets mehr oder weniger tiefgreifende Änderungen. Es zeigen sich nicht allein Schmelzung und Krystallisation, sondern auch eine ganze Reihe von Reaktionen, die innerhalb des vollkommen krystallisierten Zustandes verlaufen. Es ist nämlich eines der am allgemeinsten interessanten Ergebnisse, die die moderne Metallographie gezeitigt hat, daß auch innerhalb vollkommen krystallisierter Zustände Reaktionen und Umsetzungen mit örtlichen Substanzverschiebungen mit einer früher ungeahnten Lebhaftigkeit sich vollziehen. Diese Substanzverschiebungen erfolgen durch Diffusion innerhalb der Krystalle mit großer Lebendigkeit, und es ist dazu nur nötig, daß die einzelnen miteinander reagierenden Substanzen in innigem Kontakt miteinander stehen, was ja bei einer im Schmelzfluß erhaltenen Legierung fast immer gewährleistet ist, und daß ferner die Temperatur auf einer gewissen Höhe gehalten wird, damit die Diffusionsgeschwindigkeit nicht zu geringe Werte erhält. Bei tieferen Temperaturen wird in allen Körpern die Molekularbeweglichkeit zu gering.

Die Umsetzungen zwischen den flüssigen und krystallinen Zuständen in Abhängigkeit von der Temperatur bieten auf den ersten Blick eine ganz ungeheure Mannigfaltigkeit, die gar nicht zu übersehen sein würde ohne den einheitlichen Gesichtspunkt, den die Phasenregel für diese Erscheinungen liefert. Indem man von allen Kompliziertheiten des Gesetzes absieht, die für das gegenwärtige Problem nicht in Frage kommen (die Phasenregel ist ganz allgemein auf alle chemischen Reaktionen zwischen verschiedenen Körpern anwendbar), liefert die Phasenregel hier folgende Grundsätze:

Erstens: Eine krystallisierte Legierung kann sich bei beliebigen Temperaturen nur dann in einem inneren chemischen Gleichgewicht befinden, wenn die Anzahl der verschiedenen in ihr vorhandenen Krystallarten nicht größer ist, als die Anzahl von Elementen, die in der Legierung enthalten sind.

Zweitens: Ebenso dürfen in einer halbflüssigen Legierung, etwa in einem breiförmigen Amalgam, auch nicht mehr Phasen (Schmelze und Krystallarten zusammengerechnet) im ganzen vorhanden sein, als der Zahl der vorhandenen Elemente entspricht.

Drittens: Auch im vollkommen geschmolzenen Zustande darf die Anzahl der getrennt voneinander wahrnehmbaren Schmelzen verschiedener

Zusammensetzung nicht die Anzahl der vorhandenen Elemente übersteigen.

Betrachten wir dementsprechend zunächst nur Legierungen aus zwei verschiedenen Elementen, so ergibt sich aus obigem, daß diese Legierungen im Gleichgewichtszustande bei beliebigen Temperaturen nur entweder zwei verschiedene Krystallarten oder eine Schmelze und eine Krystallart (Mutterlauge und Bodenkörper) oder zwei verschiedene Schmelzen enthalten können. Diese so abstrakt scheinende Regel ist von der allergrößten praktischen und allgemeinen Bedeutung geworden, wie wir gleich sehen werden.

Alle Zustände, bei denen unabhängig von der Temperatur drei verschiedene Krystallarten beispielsweise nebeneinander vorgefunden werden, entsprechen keinem inneren Gleichgewicht, und man weiß von vornherein, falls man diese vorfindet, daß sich allmählich in der betreffenden Legierung, vor allen Dingen aber unter der begünstigenden Einwirkung erhöhter Temperatur chemische Umsetzungen zwischen den drei Krystallarten vollziehen werden, die erst zum Stillstande gelangen, wenn infolge dieser Umsetzungen eine der Krystallarten aufgebraucht ist.

Denken wir uns beispielsweise etwa Legierungen aus Silber und Antimon. Diese beiden Metalle sind imstande, durch gegenseitige Vereinigung eine neue Krystallart von der Zusammensetzung Ag_3Sb zu bilden. Wir wollen uns nun eine Mischung der beiden Metalle herstellen, welche diesem Verhältnis entspricht. Nun sind nur zwei verschiedene Fälle möglich: entweder die beiden Elemente sind imstande, miteinander zu reagieren und die Verbindung Ag_3Sb zu bilden, oder das Gemisch der reinen freien Metalle ist an sich beständig. Einer von beiden Zuständen kann nur wirklich der beständige oder „stabile" sein und mit der Abgabe von Energie in den anderen übergehen. Also, wenn einmal die beiden Metalle danach trachten, sich zu der neuen Krystallart Ag_3Sb zu vereinigen, muß dieser Prozeß auch so lange fortschreiten, als noch entweder Silber oder Antimon für diese Reaktionen vorhanden sind.

Nun ergibt sich daraus folgendes: Setzt man Antimon zu Silber zu, so werden diese Antimonzusätze fortgesetzt zur Bildung der Verbindung Ag_3Sb verbraucht werden. Erst wenn die Antimonzusätze so groß geworden sind, daß nunmehr das Silber nicht mehr dazu ausreicht, dasselbe vollständig in die Verbindung überzuführen, wird Antimon übrig bleiben können. Man sieht deshalb: es können neben den Krystallen von Silber nur Krystalle der Verbindung, und erst nachdem das Silber vollständig aufgebraucht ist, neben den Krystallen der Verbindung noch Krystalle von Antimon vorhanden sein. Im Gleichgewichtszustande können also immer nur zwei Krystallarten nebeneinander vorliegen, entweder das Antimonid mit Silber oder das Antimonid mit Antimon. Dasjenige Mischungsverhältnis, das dieser neuen Formel entspricht, kann sogar nur aus einer einzigen Krystallart bestehen, nämlich dem Antimonid, unter völligem Ausschluß sowohl von freiem Silber, als auch freiem Anti-

mon. Deshalb läßt sich jede Legierungsreihe, in welcher eine neue Krystallart sich bildet, zerlegen in eine Legierungsreihe aus dem einen Metall und der neuentstehenden Krystallart, und eine zweite Reihe aus der neuentstehenden Krystallart und dem zweiten Metall.

Wir wollen auch im folgenden zunächst bei den binären Systemen bleiben, es wird dann späterhin, nachdem einmal die nötigen Anschauungsformen gegeben sind, dem Leser nicht schwer fallen, die Betrachtungen auch auf ternäre Systeme zu erweitern.

Um bei unserem obigen Schulbeispiele Silber und Antimon zu bleiben, so wird man also nach dem bisher Gesagten sich bei sukzessiven Antimonzusätzen zu Silber die Produkte folgendermaßen vorstellen:

Die ersten Zusätze von Antimon erzeugen das Antimonid, je mehr Antimon zugesetzt wird, desto mehr Silber kann es in das Antimonid überführen, die Mengen des letzteren wachsen, die des freien Silbers nehmen ab, bis zuletzt nur noch das Antimonid vorliegt, und erst jetzt, nachdem alles Silber in das Antimonid übergeführt ist, tritt bei weiteren Zusätzen das Antimon in freiem Zustande in wachsenden Mengen neben dem Antimonid auf.

Aber eine zweite Erscheinung kompliziert die Vorgänge noch etwas; um diese zu verstehen, betrachten wir zunächst den flüssigen Zustand. Wir denken uns zwei Metalle einzeln geschmolzen, dann zusammen gegossen und gut verrührt. Wir können dann entweder eine gleichmäßige Flüssigkeit erhalten, d. h. mit anderen Worten: eine Lösung des einen Metalls in dem anderen, oder wie man auch sagt, eine homogene Schmelze. Dieser Fall ist der weitaus häufigste.

Es kann aber auch, wie schon oben bemerkt, der Fall eintreten, daß die beiden Metalle auseinanderlaufen, etwa wie Äther und Wasser, und daß zwei getrennte flüssige Schichten sich übereinander absetzen. Dabei ist keine der beiden Schichten ein absolut reines Metall. Absolute Unlöslichkeit gibt es überhaupt nicht. So wie Äther einige Prozent Wasser löst, und Wasser einige Prozent Äther, so lösen auch zwei in der Schmelze nicht vollkommen mischbare Metalle immer einen gewissen Gehalt voneinander auf, wenn dieser Gehalt unter Umständen auch zu klein ist, um nach unseren Methoden nachgewiesen werden zu können. Solche Metallpaare sind beispielsweise Blei und Zink oder Wismut und Zink usw. Löst man in reinem geschmolzenen Blei kleine Zusätze von Zink auf, so werden diese zunächst von der Schmelze aufgenommen, so daß eine Untersuchung derselben uns in allen Teilen einen gleichen Zinkgehalt zeigen würde. Bald aber wird bei weiteren Zinkzusätzen die Sättigung erreicht und das weiter zugesetzte Zink (es ist angenommen, daß die Temperatur über dem Zinkschmelzpunkt liegt) muß nun eine selbständige Flüssigkeit bilden. Diese Zinkschmelze löst ihrerseits auch Blei auf, bis zu ihrem Sättigungsgehalt, und man hat nun zwei Schmelzen, zinkhaltiges Blei und bleihaltiges Zink, die miteinander im Gleichgewicht stehen. Weitere Zinkzusätze vermehren nun fortgesetzt die Menge der bleihaltigen Zinkschicht,

die relativen Mengen der beiden Schichten ändern sich, aber ihre Zusammensetzungen bleiben unverändert; sie bleiben bei dem gegenseitigen Sättigungsgehalte stehen. Das neue hinzugefügte Zink nimmt stets so viel von der ersten zinkhaltigen Bleischmelze an sich, als nötig ist, um all dieses Zink in die mit Blei gesättigte Schmelze überzuführen. Erst wenn durch fortgesetzte Zinkzusätze in dieser Weise die ganze bleireiche Schicht durch Überführung in die zinkreiche Schicht II aufgebraucht ist, ist wieder nur eine einzige homogene Schmelze vorhanden, und nun können weitere Zinkzusätze deren Zusammensetzung verändern, indem die Schmelze nunmehr aufhört, an Blei gesättigt zu sein.

Diese Erscheinungen illustrieren ganz allgemeine Gesetze. Ehe die Sättigungsgrenze erreicht ist, kann man, ohne das Gleichgewicht zu stören, die relativen Mengen der beiden Metalle verändern, sobald aber vollständige Mischbarkeit nicht besteht, kann Gleichgewicht zwischen den beiden Schmelzen, die durch Vereinigung der beiden Ausgangsmetalle entstanden sind, nur bestehen, wenn die beiden Schmelzen bis zu ihrer gegenseitigen, durchaus eindeutigen Sättigungsgrenze aneinander abgesättigt sind.

Ganz dieselben Beziehungen wie bei den Schmelzen bestehen nun auch bei den krystallinen Zuständen; sowie zwei geschmolzene Metalle in allen Verhältnissen mischbar sein können oder nicht, so können auch zwei Metallkrystalle in allen Verhältnissen mischbar sein oder nicht.

Um dies klar zu machen, denken wir uns Krystalle von Gold. Wir setzen diesen Krystallen sukzessive mehr und mehr Silber zu und bringen die Bestandteile miteinander in Reaktion. In den meisten Fällen geschieht dies, indem wir sie zusammenschmelzen und dann die Masse abkühlen lassen. Es genügt auch, speziell wenn wir beide Bestandteile in äußerst feiner Verteilung vermischt haben, dieses Gemisch einige Zeit hoch zu erhitzen, dann setzen, auch ohne daß Schmelzung eintritt, Diffusionsvorgänge ein, welche zu einem Gleichgewichtszustande zwischen den Metallen führen. Betrachten wir nun solche ins Gleichgewicht gebrachte Goldsilberlegierungen unter dem Mikroskop, so werden wir zu unserem Erstaunen bemerken, daß nirgends kleine Silberkrystalle, die wir in wachsender Menge neben den kleinen Goldkrystallen erwarten könnten, in der Legierung zu finden sind. Man bemerkt immer nur Goldkrystalle. Aber die Farbe derselben wird mit wachsendem Silberzusatz immer blasser, das Silber ist in die Goldkrystalle selbst eingetreten und verfärbt dieselben. Das ändert sich nicht, auch wenn schließlich die Menge des Silbers die des Goldes überwiegt und man schließlich zu goldarmen Krystallen und zuletzt zu reinem Silber gelangt. Die Zusammensetzung der Krystalle ist ganz beliebig, zwischen reinem Gold und reinem Silber variabel, man sagt, diese beiden Metalle seien auch im krystallisierten Zustande vollständig ineinander löslich, sie bilden feste Lösungen.

Diese Bezeichnung setzt also die Krystalle in direkte Beziehung zu den Schmelzen, und dies hat sich im Laufe der Zeit immer mehr gerechtfertigt, nachdem man erkannt hat, bis zu welchem Grade auch die kry-

stallinen Zustände an den wichtigen charakteristischen Eigentümlichkeiten der Schmelzen, nämlich der Möglichkeit von Diffusionsvorgängen, von Reaktionen, der Existenz einer gewissen Beweglichkeit, an der Existenz einer Mischungswärme usw. teilnehmen.

Andere Metallpaare zeigen in krystallisiertem Zustande ganz analoge Erscheinungen, wie etwa die Metalle Blei und Zink in flüssigem, so z. B. Kupfer und Silber. Setzt man zu Kupferkrystallen Silber hinzu, so wird zunächst dieses auch von den Kupferkrystallen aufgenommen. Aber bei einem gewissen geringen Gehalt wird schon die Sättigung erreicht, und nun treten weiße Silberkrystalle neben den roten Kupferkrystallen auf. Die Silberkrystalle sind ihrerseits an Kupfer gesättigt. Mit zunehmender Menge des Silbers werden sie mehr und mehr, die Kupferkrystalle weniger und weniger, bis sie schließlich ganz verschwinden und bei hohen Silbergehalten nur noch Silberkrystalle mit geringen Mengen gelösten Kupfers vorliegen. Solange die Silberkrystalle und die Kupferkrystalle beide vorliegen, müssen beide aneinander gesättigt sein, erst wenn der Gehalt an der einen Komponente so klein ist, daß diese von den Krystallen der anderen aufgenommen wird, ist die Zusammensetzung der vorhandenen Krystallart auch im Gleichgewichtszustande veränderlich.

Um noch einmal zu dem früheren Systeme Silber-Antimon zurückzukehren, bemerken wir nun auch folgendes: Bei Zusätzen kleiner Antimonmengen zu Silber finden wir zunächst nicht sofort das Auftreten selbständiger neuer Krystalle, die in diesem Falle, wie schon gesagt, nicht Antimon, sondern das Antimonid sind, sondern zunächst wird der Antimonzusatz von den Silberkrystallen selbst in fester Lösung aufgenommen. Erst wenn der Sättigungsgehalt erreicht wird, treten die neuen Krystalle zwischen den Silberkrystallen auf und es entstehen nun Mischungen der mit Antimon gesättigten Krystalle und der Antimonidkrystalle.

Ebenso vermag auch das Antimonid etwas überschüssiges Silber in fester Lösung aufzunehmen und nach der anderen Seite hin auch etwas überschüssiges Antimon. Bei sukzessivem Antimonzusatz zu reinem Silber werden also die Krystalle von freiem Silber schon etwas eher verschwunden sein, als die Zusammensetzung Ag_3Sb erreicht wird, und man wird andrerseits diese Zusammensetzung nach der Antimonseite zu etwas überschreiten müssen, ehe die Antimonkrystalle sich neben den Antimonidkrystallen zeigen. Es besteht also ein gewisser begrenzter Konzentrationsbereich, in welchem nur Antimonidkrystalle von etwas variierender Zusammensetzung gefunden werden.

Solche Erscheinungen sind ganz allgemein. Sie sind die Ursache dafür, daß der Mineraloge so oft zu seinem größten Erstaunen an den tadellosesten Exemplaren natürlich gebildeter Krystalle eine in ganz erheblichen Grenzen wechselnde Zusammensetzung beobachtet.

Ganz allgemein können wir konstatieren: Gerade so wie es zwischen zwei Schmelzen (oder überhaupt zwei Flüssigkeiten) eine absolute gegenseitige Unlöslichkeit nicht gibt, so gibt es auch zwischen zwei verschie-

denen Krystallarten eine solche niemals. Die Zusammensetzung jeder beliebigen Krystallart kann sich verändern, je nachdem welcher Stoff mit ihr in Berührung gebracht wird. Die Grenzen der Variabilität können auch hier häufig unterhalb der Grenzen unserer experimentellen Wahrnehmung bleiben, sie ist aber stets vorhanden. Und für die Atomgewichtsbestimmungen der Elemente ist diese Veränderlichkeit der Zusammensetzung der isolierten Verbindungen mit dem Medium, aus welchem sie gebildet sind, durchaus noch nicht mit genügender Klarheit berücksichtigt.

Wir haben also gesehen, daß wir bei langsamen Verschiebungen des gegenseitigen Mengenverhältnisses zweier miteinander legierter Metalle uns entweder innerhalb einer einzigen homogenen festen Lösung bewegen, deren Zusammensetzung wir sukzessive ändern, oder in einem Gemisch zweier miteinander im Gleichgewicht stehender fester Lösungen, die dann aneinander gesättigt sein und eine bestimmte unabänderliche Zusammensetzung haben müssen. Innerhalb des Bereiches dieser Mischungen verschiebt eine Veränderung der relativen Mengen der Komponenten immer nur die relativen Mengen der beiden Krystallarten und nicht deren Zusammensetzung.

Das bisher für zwei Schmelzen oder für zwei Krystallarten Gesagte läßt sich nun ohne irgend welche Weiterungen auf Gemenge zwischen Schmelze und Krystallarten, die miteinander im Gleichgewicht stehen oder, wie wir uns wissenschaftlich meist ausdrücken, zwischen Mutterlauge und Bodenkrystallen ausdehnen. Auch hier kann ein solches Gemisch nur eine ganz bestimmte Zusammensetzung der beiden Substanzen (wie gesagt mit gemeinsamem Namen Phasen genannt) im Gleichgewichte beständig sein.

Wir können nun dazu übergehen, auch den Einfluß der Temperatur mit in Betracht zu ziehen, welcher nach dem bereits vorhin Gesagten unter allen denkbaren Einflüssen auf die Gleichgewichtsbeziehungen die wichtigste Bedeutung hat.

Bleiben wir zunächst innerhalb eines Zusammensetzungsgebietes, wo vollständige Mischbarkeit der beiden Komponenten besteht (ganz gleich, ob es sich dabei um flüssige oder feste Lösungen handelt). Die homogenen Schmelzen oder homogenen festen Lösungen bezeichnen wir mit dem gemeinsamen Namen homogene Systeme. Innerhalb solcher Gebiete können wir die Zusammensetzung verschieben, ohne dadurch das Gleichgewicht zu stören. Ebenso aber auch läßt sich innerhalb solcher Gebiete die Temperatur verändern. Wir haben zwei Veränderungsmöglichkeiten, und das Gleichgewicht eines solchen geschmolzenen oder krystallinen Systemes bezeichnen wir deshalb als ein zweifach variierbares oder ein „bivariantes".

Wählen wir dagegen ein anderes Gebiet, in welchem zwei Krystallarten oder zwei Schmelzen oder eine Krystallart und eine Schmelze miteinander im Gleichgewicht stehen, so ist a priori vorauszusetzen, daß diese Sättigungsgehalte sich mit der Temperatur verändern werden. Das ist in der Tat der Fall. Zeichnet man sich die Sättigungsgehalte in Abhängigkeit von der Temperatur graphisch auf, so erhält man sogenannte Sätti-

gungskurven, welche die ungesättigten homogenen Gebiete von denjenigen Gebieten trennen, wo zwei verschiedene Phasen aneinander gesättigt im Gleichgewicht vorliegen. Die Zusammensetzungen der beiden Phasen kann man innerhalb dieses Gebietes nun nicht mehr ändern, sondern nach beliebiger Wahl der Temperatur sind damit die ihr entsprechenden Zusammensetzungen der beiden Phasen auch eindeutig bestimmt. Diese Gleichgewichte nennt man deshalb einfach variierbar oder „monovariant". Die aus zwei verschiedenen Phasen bestehenden Systeme bezeichnet man als heterogene Systeme.

Verändert man deshalb in einer beliebigen Legierung die Zusammensetzung bei irgend einer beliebigen konstanten Temperatur, so geht man abwechselnd durch homogene und heterogene Gebiete hindurch, bei denen die gegenseitigen Grenzen durch die einzelnen Sättigungskurven bestimmt werden, was die nachfolgenden Figg. 8, 10, 12, 13 näher erläutern werden.

Bei jeder anderen konstanten Temperatur würden diese Abgrenzungen etwas anders liegen und stellt man sich nun graphische Zeichnungen her, bei denen man in einem Koordinatensystem als Abszissen die Prozentgehalte des Zweistoffgemisches von 0—100% und als Ordinaten die Temperaturen aufträgt, so erhält man seitlich aneinandergereiht ein System von Sättigungskurven und zwischen ihnen abwechselnd Felder der bivarianten Gleichgewichte homogener Systeme und der monovarianten Gleichgewichte heterogener Systeme.

Außer der seitlichen Abgrenzung bedürfen die einzelnen Felder aber auch noch einer Abgrenzung nach oben und unten. Und eine solche kann auf mancherlei Weise geschehen. Es soll im folgenden nicht versucht werden, einen umfassenden und eingehenden Überblick über all die verschiedenen denkbaren Fälle zu geben, sondern es sollen nur einzelne Beispiele herausgegriffen werden, um das Wesentliche allgemein verständlich klar zu machen.

Wir können uns zunächst denken, daß die beiden Sättigungskurven, welche ein Homogenfeld rechts und links begrenzen, mit Veränderung der Temperatur sich mehr und mehr einander nähern und sich schließlich schneiden. Bei der Temperatur des Schnittpunktes hört dann die betreffende homogene Phase vollständig auf, existenzfähig zu sein. Indem sie nunmehr beide Körper, auf die sich ihre beiden Sättigungsgrenzen bezogen, ausscheidet, spaltet sie sich vollkommen in diese Körper auf. Während dieses Prozesses sind dann also drei verschiedene Phasen in Reaktion miteinander, aber diese Reaktion ist an eine bestimmte Temperatur gebunden, nämlich die des Schnittpunktes der beiden Sättigungsgrenzen. Wir haben hier Gleichgewichte zwischen drei Phasen, die aber keine Variationsmöglichkeit haben.

Bezüglich der Temperatur sind wir also an diesen einen gegebenen Punkt gebunden, und die Zusammensetzungen der drei reagierenden Phasen sind durch die Punkte gegeben, bei welchen die entsprechenden Sättigungskurven die Reaktionstemperatur schneiden. Solche Gleichge-

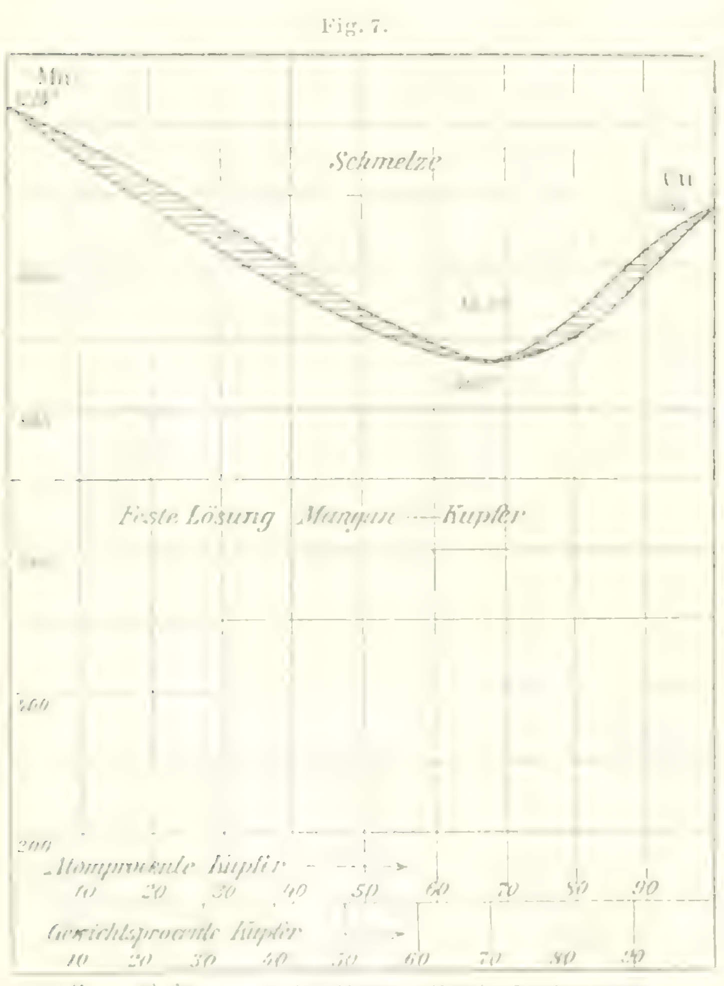
wichte werden deshalb nicht variierbare oder „monovariante" genannt. In unseren Zeichnungen kommen diesen Gebieten keine Felder zu, sondern nur Horizontalen, da sie an einzelne bestimmte Temperaturen gebunden sind. Dies alles wird aus dem folgenden sogleich klar werden.

Wir sind jetzt nämlich soweit gekommen, die sogenannten Zustandsdiagramme der Legierungen verstehen zu können, die die Grundlage der gesamten rationellen Metallographie bilden. In Fig. 7—13 ist zur Veranschaulichung des Gesagten eine kleine Auswahl solcher Zustandsdiagramme wiedergegeben.

Beispiele einiger typischer Zustandsdiagramme.

Fig. 7 gibt das Zustandsdiagramm der Mangankupferlegierungen. Es ist dies eine von den einfachsten Typen, die überhaupt existieren. Hier haben wir nur drei Zustandsfelder. Oben das Gebiet der Schmelze. Die gemischten Schmelzen von Kupfer und Mangan sind in allen Verhältnissen mischbar. Dieses Gebiet ist nach unten begrenzt durch die Sättigungskurve der Schmelze mit Krystallen, welche die Temperaturen angibt, bei welcher die einzelnen Mischungsverhältnisse während der Abkühlung ihre Sättigung erreichen und Krystalle auszuscheiden beginnen. Diese Kurve wird auch Schmelzkurve oder „Liquidus" genannt. Ebenso sind im krystallisierten Zustande Mangan und Kupfer in allen Verhältnissen mischbar, deshalb reicht auch das Homogenfeld der festen Lösungen durch das ganze Zustandsdiagramm von 0—100% Kupfer. Zwischen beiden homogenen Gebieten

Fig. 7.

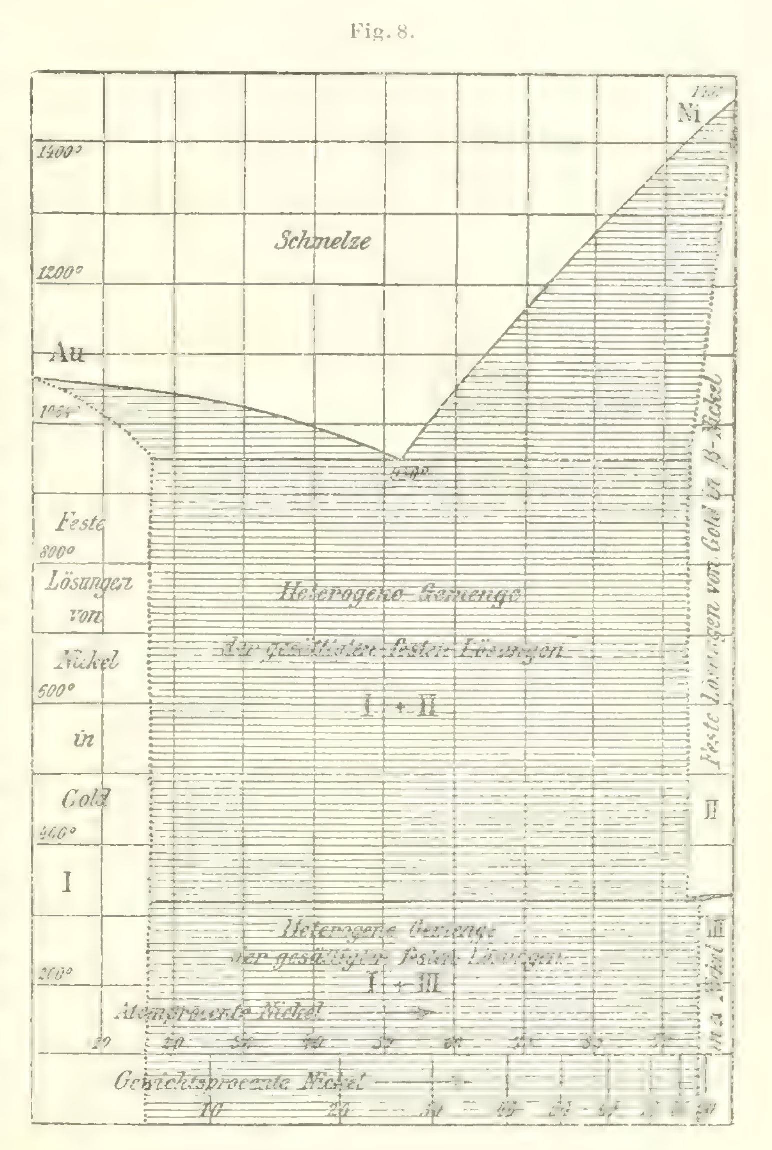


Zustandsdiagramm der Mangan-Kupfer-Legierungen.

liegt, durch Schraffierung gekennzeichnet, das Gebiet, wo Schmelze und Bodenkrystalle miteinander im Gleichgewicht stehen; da hier die Sättigungskurven ein Temperaturminimum (bei 66·7 At% Kupfer) haben, so erleidet nach allgemeinen Gesetzen das heterogene Feld hier eine derartige Einschnürung, daß Liquidus und Solidus einander berühren. Die untere Abgrenzung des Heterogenfeldes bezeichnet die Temperatur,

bei welcher die einzelnen Mischungsverhältnisse der Krystalle beim Erhitzen Schmelze auszuscheiden beginnen. Diese Kurve wird auch „Soliduskurve" genannt. Die einzelnen schraffierenden Linien verbinden je eine Schmelze mit den Krystallen, die bei der betreffenden Temperatur sich aus ihr ausscheiden und im Gleichgewicht mit ihnen sind. Man erkennt, weshalb im allgemeinen die Krystalle eine andere Zusammensetzung haben als die Schmelze, aus der sie sich bilden.

Fig. 8.



Zustandsdiagramm der Gold-Nickel-Legierungen.

Fig. 8 gibt einen anderen Typus von Zustandsdiagrammen, und zwar das der Goldnickellegierungen. Hier ist die Löslichkeit im geschmolzenen Zustande ebenfalls eine vollkommene, wie im Diagramm daraus ersichtlich ist, daß oberhalb des Nickelschmelzpunktes das weiße Homogenfeld der Schmelze durch das ganze Diagramm hindurchreicht. Im krystallisierten Zustande dagegen ist die gegenseitige Löslichkeit nur beschränkt. Gold nimmt etwa 17 At % Nickel und Nickel etwa 6 At % Gold in fester Lösung auf, wie sich aus der Ausdehnung der beiden weißen Homogenfelder links und rechts auf dem Diagramm entnehmen läßt. Zwischen beiden liegt das Feld der gesättigten beiden festen Lösungen. Die Liquiduskurve, welche das Feld der Schmelze nach unten abgrenzt, besteht hier aus zwei Ästen. Es ist ein allgemeines Gesetz, daß die Liquiduskurve ebenso viel verschiedene Äste haben muß, als sich verschiedene Krystallarten auf der Schmelz abschneiden. Jeder dieser Äste ist die Gleichgewichtskurve der Schmelze gegenüber einer neuen Krystallart; zu jedem Liquidusast gehört ein entsprechender Solidusast, der die Sättigung umgekehrt der Krystalle mit Schmelze angibt und sich über dasselbe Temperaturgebiet erstreckt, wie der zugehörige Liquidusast. Zwischen beiden liegt jedesmal ein Feld, in welchem Schmelze und Krystalle miteinander im Gleichgewicht sind, und die schraffierenden Linien geben wieder an, welche Zusammensetzungen der Schmelze und der

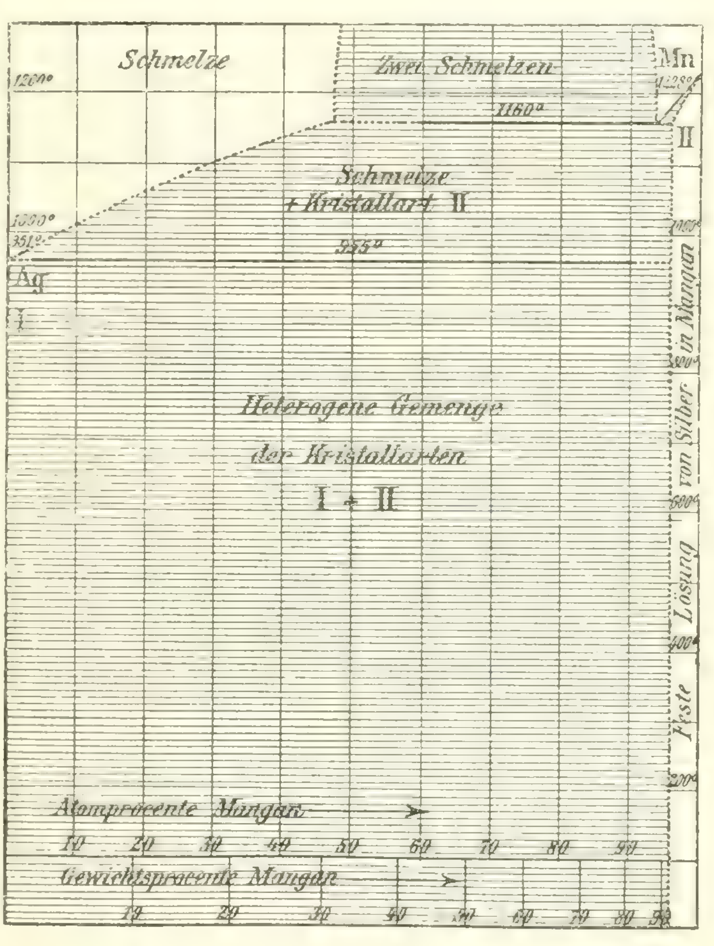
Krystalle bei jeder gegebenen Temperatur miteinander im Gleichgewicht stehen. Man nennt solche zusammengehörige Zusammensetzungen: konjugierte Phasen. Unterhalb des Punktes, wo die beiden Liquidusäste sich schneiden, kann Schmelze nicht mehr bestehen, denn sie ist jetzt sowohl an Goldkrystallen, wie an Nickelkrystallen übersättigt und spaltet sich vollkommen in diese beiden Krystallarten auf. Bei dieser Temperatur (950°) haben wir also einen Fall eines Gleichgewichtes zwischen drei Phasen: Schmelze, nickelhaltige Goldkrystalle und goldhaltige Nickelkrystalle. Es ist dies also ein nonvariantes Gleichgewicht. Wie jedes derartige Gleichgewicht bildet es die Grenze zwischen einem heterogenen Feld auf der einen Seite (hier Gemenge der Schmelze mit je einer Krystallart) und zwei heterogenen Feldern auf der anderen Seite (hier Gemenge der gesättigten festen Lösungen). Der Fall kann auch umgekehrt liegen, daß das eine heterogene Feld oberhalb und die beiden anderen Heterogenfelder unterhalb liegen.

Das Nickel erleidet noch eine Umwandlung. Es vermag in zwei verschiedenen Krystallarten oder, wie man sich physikalisch-chemisch ausdrückt, in zwei polymorphen Modifikationen zu existieren. Der Umwandlungspunkt wird durch Zusetzen des anderen Metalles (hier Gold) ebenso beeinflußt, wie weiter oben der Schmelzpunkt. Wir haben ein Feld fester Lösungen von Gold in der bei höheren Temperaturen stabilen Modifikation (sogenanntes β-Nickel) und ein anderes, in der bei tieferen Temperaturen beständigen Modifikation (sogenanntes α-Nickel). Zwischen beiden Gebieten liegt das Heterogenfeld, in welchem die beiden verschiedenen Modifikationen miteinander im Gleichgewicht stehen. Das Feld ist hier sehr eng, so daß in der Figur Bezeichnungen in demselben nicht angebracht werden konnten. Die beiden Kurven, die es oben und unten begrenzen, und die den Kurven Liquidus und Solidus bei der Schmelzung respektive Krystallisation entsprechen, werden hier „Maior“ und „Minor“ genannt. Die tiefste Temperatur, die das Feld des β-Nickels erreichen kann, wird gegeben durch den Schnittpunkt der Sättigungskurve gegenüber Gold mit der Maiorkurve, d. h. der Sättigungskurve gegenüber α-Nickel. Beide Kurven schneiden sich bei 320°, wo sich demgemäß das β-Nickel in nickelhaltige Goldkrystalle und α-Nickelkrystalle spaltet, welche weniger Gold aufzunehmen vermögen als die β-Nickelkrystalle. Wiederum finden wir hier deshalb ein nonvariantes Dreiphasengleichgewicht (und zwar jetzt zwischen drei Krystallarten), und wieder liegen oberhalb dieses Gleichgewichtes zwei verschiedene Heterogenfelder: das große Feld der heterogenen Gemenge der gegenseitig gesättigten festen Lösungen von Nickel in Gold und von Gold in β-Nickel und das ganz kleine schon mehrfach erwähnte Heterogenfeld zwischen den α- und β-Modifikationen. Unterhalb liegt das Heterogenfeld der gesättigten festen Lösungen von Nickel in Gold und von Gold in α-Nickel.

In Fig. 9 ist ein Metallpaar behandelt, bei welchem schon im flüssigen Zustande die gegenseitige Mischbarkeit keine vollkommene ist. Man sieht

in der Figur, daß das Homogenfeld der Silberschmelze nur bis zu 47 At % Mangan reicht und auf der anderen Seite das Homogenfeld der Manganschmelze nur bis zu 6 oder 7 At % Silber. Zwischen beiden liegt ein Gebiet, wo wir Gemische zweier aneinander gesättigten Schmelzen haben. Auf der Figur ist auch erkennbar, daß die beiden Sättigungsgrenzen mit steigender Temperatur sich mehr aufeinander zu bewegen, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß bei genügend hohen Temperaturen diese Kurven sich zu einem kontinuierlichen Kurvenzuge vereinigen, oberhalb dessen vollkommene Mischarbeit der Schmelzen besteht. Solche Temperaturen sind bei diesem Metallpaare nicht erreicht, aber wir kennen andere Systeme, wo in der Tat die vollständige Schließung der Kurve bei höheren Temperaturen experimentell nachgewiesen werden konnte. An der rechten Seite des Bildes gewahren wir das Homogenfeld der festen Lösungen von Mangan, welches bis zu etwa 4 At % Silber reicht. Das Homogenfeld der festen Lösungen von Mangan in Silber ist so eng, daß es in einem einzigen vertikalen Strich zusammenfließt. Solche Fälle sind in der Metallographie nicht selten. Denn es kommt oft vor, daß die Ausdehnung eines Homogenfeldes nur nach Zehntelprozenten zählt, in welchem Falle sie in diesen Zustandsdiagrammen im vorliegenden Maßstab nicht zur Geltung kommen kann. In den Zustandsdiagrammen bemerken wir hier zwei horizontale nonvariante Gleichgewichte bei 1160° und 955°. Auf der oberen Horizontale spaltet sich die manganreiche Schmelze bei der Abkühlung in silberhaltige Mangankrystalle und eine manganhaltige Schmelze. Auf der zweiten haben wir ein Gleichgewicht zwischen der Schmelze, Silberkrystallen und den silberhaltigen Mangankrystallen. Da die Zusammensetzung sowohl der Schmelze wie der Krystalle bei diesem Gleichgewichte praktisch reines Silber darstellt, so ist hier ein Unterschied der Zusammensetzung dieser beiden Phasen nicht erkennbar, was ebenfalls ein häufig auftretender Fall ist, ohne daß damit die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten gestört würden.

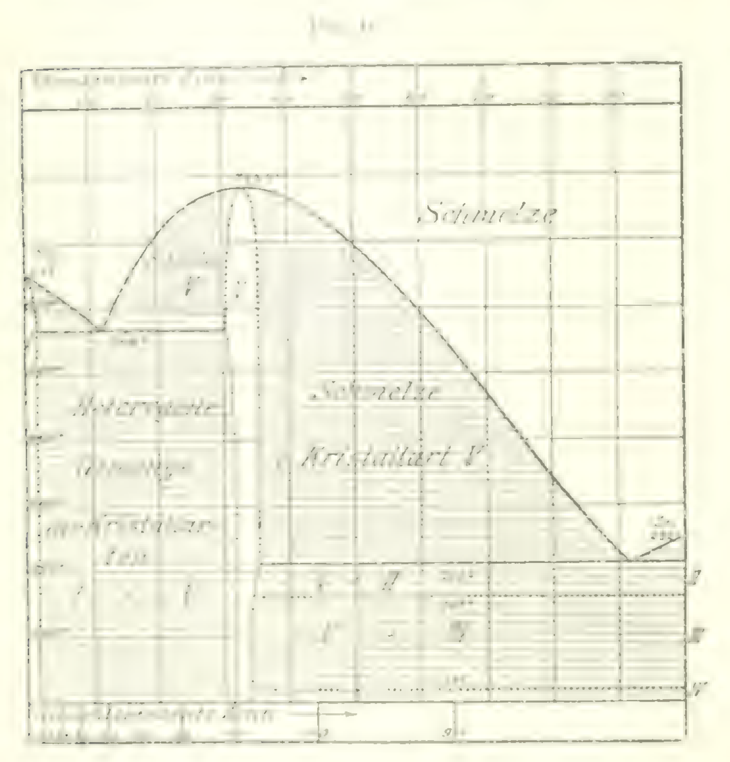
Fig. 9.



Zustandsdiagramm der Silber-Mangan-Legierungen.

Hat bei diesem Prozeß die Schmelze immerhin noch einen etwas höheren Mangangehalt, als die Silberkrystalle, so würde das Gleichgewicht bei 955° bedeuten, daß bei der Abkühlung diese Schmelze sich in die manganärmeren Silberkrystalle und silberhaltigen Mangankrystalle spaltet. Wäre umgekehrt die Schmelze etwa ärmer an Mangan, als die Silberkrystalle, so würde dieselbe Gleichgewichtshorizontale bedeuten, daß bei der Abkühlung die Schmelze unter Aufnahme einer geringen Menge silberhaltiger Mangankrystalle in etwas manganreichere Silberkrystalle übergeht. Unterhalb dieser Gleichgewichtshorizontale finden wir ein weitausgedehntes Gebiet, in dem immer nur Gemenge praktisch reiner Silberkrystalle und silberhaltiger Mangankrystalle vorzufinden sind.

Figur 10 gibt uns zum erstenmale einen Fall, wo durch Zusammentreten der beiden Komponenten eine neue intermediäre Krystallart sich ausbildet. Sie ist in der Figur mit V bezeichnet. Sie schmilzt höher, als die beiden reinen Komponenten Magnesium und Zinn, bei 783·4°. Der Schmelzpunkt fällt mit der chemischen Formel Mg_2Sn zusammen, und man hat in solchen Fällen fraglos das Recht, wie es auch allgemein geschieht, die Schlußfolgerung zu ziehen, daß Moleküle von dieser Formel in der Krystallart V reichlich vorhanden sind. Diese müssen imstande sein, sich sowohl mit überschüssigem Magnesium, wie mit überschüssigem Zinn in der Krystallart V zu mischen, denn wir sehen, daß das Homogenfeld dieser Krystallart im Minimum 30 At % Zinn und im Maximum 36 zu erreichen vermag. Im übrigen finden wir im Gemisch dieser Krystallart entweder mit freiem Magnesium oder mit freiem Zinn ganz analoge Verhältnisse, wie wir sie in Fig. 8 bei den Goldnickellegierungen kennen lernten. Wir haben zwei Punkte bei 566° und bei 210°, wo entweder magnesiumreiche oder zinnreiche Schmelze sich vollständig in Krystallgemenge der neuen Krystallart V und entweder Magnesiumkrystalle oder Zinnkrystalle spaltet. Beide Punkte stellen Minimaltemperaturen dar, bis zu welchen die Schmelze existenzfähig ist. Die Zinnkrystalle vermögen wieder nur sehr wenig Magnesium in fester Lösung aufzunehmen. Das Zinn existiert in drei verschiedenen Krystallmodifikationen, ebenso wie das Nickel zuvor in zwei verschiedenen bestand. Da Magnesium nicht in

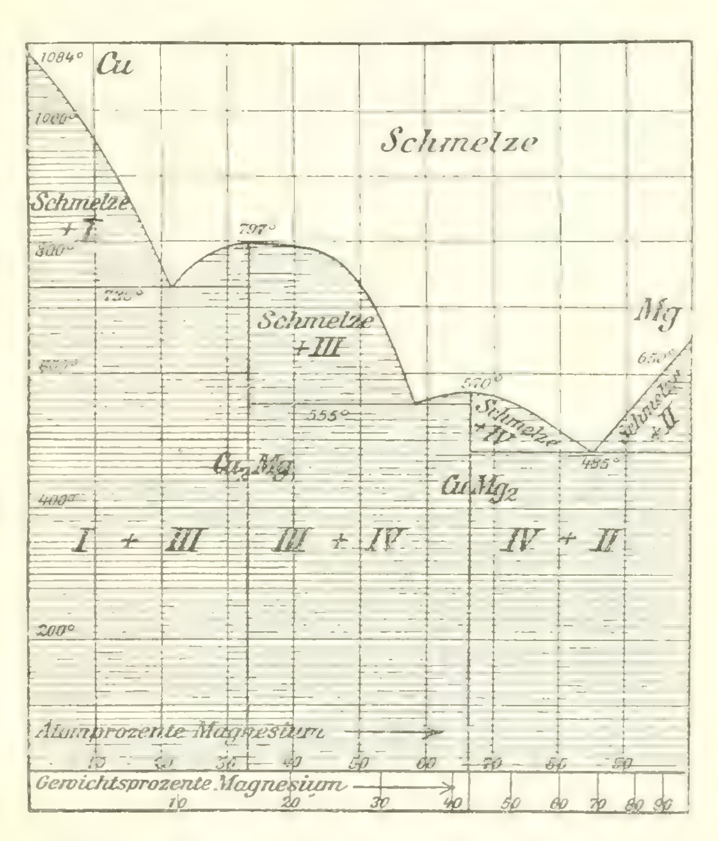


Zustandsdiagramm der Magnesium-Zinn-Legierungen.

merklichem Maße von diesen Krystallen gelöst wird, bleiben auch die Umwandlungstemperaturen (161° und 18°) praktisch vom Magnesiumzusatz unbeeinflußt, und so liegen die Horizontalen des nonvarianten Gleichgewichtes, auf welchen zwei verschiedene Zinnmodifikationen mit der Krystallart *V* im Gleichgewicht stehen, auch bei den unveränderten Umwandlungstemperaturen des reinen Zinnes.

Um einen Schritt komplizierter ist das in Fig. 11 gegebene Zustandsdiagramm der Kupfermagnesiumlegierungen. Hier haben wir zwei intermediäre Krystallarten, deren Zusammensetzung den einfachen Formeln Cu_2 Mg und Cu Mg_2 entsprechen. Beide besitzen maximale Schmelzpunkte, und zwar bei 797° und 507°. In ihren gegenseitigen Mischungen, sowie in ihren Mischungen mit den freien Metallen Kupfer und Magnesium finden wir jedesmal, wie schon in Fig. 8 und Fig. 10, eutektische Punkte, deren Anzahl nunmehr drei beträgt. Eine Eigentümlichkeit dieses Systems finden wir darin, daß kein Homogenfeld der vier existierenden Krystallarten eine merkliche Breite erreicht. Es sei im Anschluß an dieses System nochmals daran[1] erinnert, daß wir im krystallisierten Zustande immer nur zwei von den existenzfähigen Krystallarten im Gleichgewichte nebeneinander vorfinden können. Entweder Kupfer mit Cu_2 Mg oder Cu_2 Mg mit Cu Mg_2 oder Cu Mg_2 mit Mg.

Fig. 11.



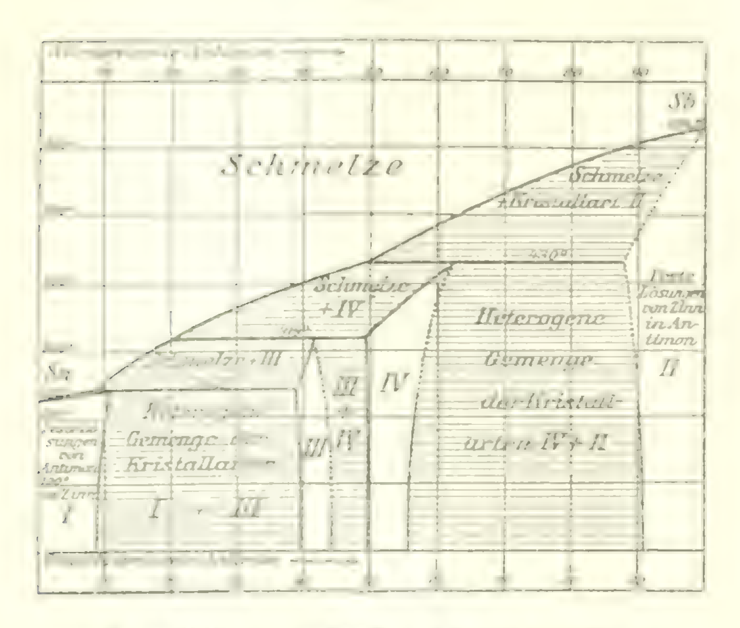
Zustandsdiagramm der Kupfer-Magnesium-Legierungen.

Niemals kann man Magnesium etwa mit der kupferreicheren Verbindung, Kupfer mit der magnesiumreicheren Verbindung oder etwa gar drei oder gar alle vier Krystallarten nebeneinander vorfinden.

Fig. 12 gibt ein System, in welchem wiederum zwei verschiedene intermediäre Krystallarten vorhanden sind, so daß im ganzen auch dieses System vier Krystallarten aufweist. In diesem Falle aber haben alle vier Krystallarten eine sehr viel größere Variabilität ihrer Zusammensetzung, und wir sehen deshalb vier Homogenfelder von ganz erheblicher Breite. Im Gegensatz zu dem vorher beschriebenen Zustandsdiagramme zeigt die Liquidus in diesem Felde hier keine Maximalpunkte. Sie besteht zwar auch hier wie im vorigen Systeme aus vier getrennten Ästen, die beziehungs-

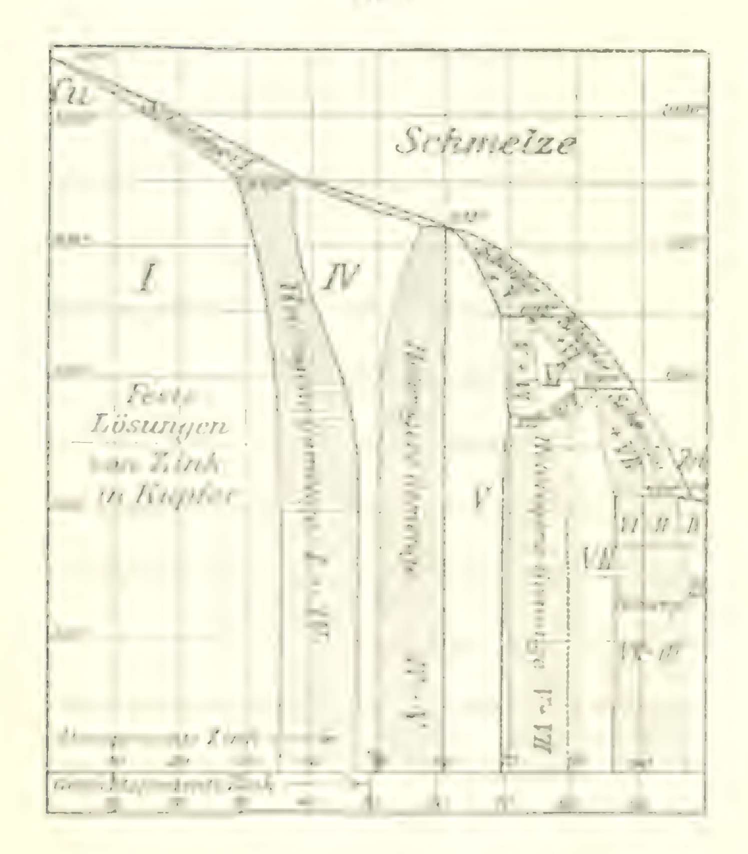
weise von 232° bis 243°, von 243° bis 319°, von 319° bis 430° und von 430° bis 530·5° reichen. Die zugehörigen Soliduskurvenäste erstrecken sich jedesmal zwischen denselben Temperaturgrenzen, und zwischen Liquidus und Solidus ist stets ein Feld eingeschlossen, wo Schmelze mit einer der vorhandenen Krystallarten im Gleichgewicht steht. Zwischen diesen vier Feldern halbflüssiger Zustände finden wir drei Gleichgewichtshorizontalen nonvarianter Gleichgewichte, wo Schmelze gleichzeitig mit zwei verschiedenen Krystallarten im Gleichgewicht steht. Bei der Abkühlung bildet sich hier jedesmal durch Reaktion der Schmelze mit der bis dahin ausgeschiedenen antimonreicheren Krystallart eine antimonärmere und je nachdem welche Gesamtzusammensetzung der Legierung vorliegt, d. h. auf welcher Abszisse in der Zeichnung wir uns bewegen, gelangen wir unterhalb der Horizontale entweder in ein heterogenes Gemisch zweier Krystallarten oder ein heterogenes Gemisch der Schmelze mit der neu gebildeten Krystallart, wogegen die ältere Krystallart aufgezehrt ist.

Fig. 12.



Zustandsdiagramm der Zinn-Antimon-Legierungen.

Fig. 13.



Zustandsdiagramm der Kupfer-Zink-Legierungen.

Schließlich gibt Fig. 13 das Zustandsdiagramm einer komplizierten Legierungsreihe, nämlich der Kupferzinklegierungen, denen ja auch die in der Technik so vielfach gebrauchten Messinge angehören. Es ist wohl nicht mehr nötig, dieses Zustandsdiagramm in allen Einzelheiten durchzusprechen. Hier wie überall gibt es wie eine Landkarte ohne weiteres Aus-

kunft darüber, in welchem Zustande eine Legierung von gegebener Zusammensetzung bei jeder beliebigen Temperatur sich befindet. Man braucht nur die der Zusammensetzung entsprechende Abszisse und die der Temperatur entsprechende Ordinate aufzusuchen, man erhält dann einen Punkt und kann aus dem Zustandsdiagramm ohne weiteres ablesen, ob in diesem Stadium die Legierung aus einer Krystallart oder aus einem Gemenge zweier verschiedener Krystallarten oder aus einem halbflüssigen Gemisch von Schmelze und Krystallen oder etwa aus reiner Schmelze besteht.

Allgemeines über Zustandsdiagramme.

Die große Bedeutung dieser Zustandsdiagramme, die den Wissenden bei jeder Legierung ohne weiteres im Zusammenhange über deren Konstitution belehren, liegt auf der Hand. Es scheint nicht nötig, die Beispiele weiter zu vermehren, es wird nicht schwer fallen, bei all den verschiedenen denkbaren unendlich variablen Zustandsdiagrammen immer wieder das Gemeinsame zu erkennen und sich an der Hand der gegebenen Beispiele zurechtzufinden. Hat man nun Legierungen aus mehr als zwei Metallen oder sonstigen Elementen, so sind die bisher geschilderten einfachen Zustandsdiagramme nicht mehr hinreichend. Man muß dann zur Darstellung im Raume übergehen. Es würde nicht möglich sein, in den kurzen hier gestatteten Zeilen Art und Wesen dieser Darstellungsweise klarzulegen, es sei nur darauf hingewiesen, daß diese Darstellung eine ganz einfache logische Fortentwicklung der bisher gegebenen bietet. Wir erhalten in den komplizierteren Systemen wieder homogene und heterogene Gebiete, die nun nicht mehr als Zustandsfelder in der Ebene, sondern als Zustandsräume sich darstellen, die von gewissen Sättigungsflächen begrenzt sind. Die homogenen Gebiete entsprechen festen oder flüssigen Lösungen von mehr als zwei Elementen ineinander, die heterogenen Gebiete entsprechen entweder Gemengen aus zwei verschiedenen Phasen oder solchen aus drei verschiedenen Phasen. Im ersteren Falle sind je zwei Zusammensetzungen der entsprechenden Phasen konjugiert, d. h. zu je einer gewissen Zusammensetzung der einen Phase gehört bei gegebener Temperatur eine ganz bestimmte Zusammensetzung der anderen Phase, die mit ihr im Gleichgewicht steht. Bei jeder Temperatur ist eine ganze Reihe solcher konjugierter Paare möglich. In den Gebieten der Gleichgewichte zwischen drei Phasen ist bei jeder Temperatur die Zusammensetzung derselben eindeutig bestimmt.

Gleichgewichte zwischen vier Phasen können bei Legierungen aus drei Elementen nur bei einer einzigen bestimmten Übergangstemperatur einer Temperaturhorizontalebene bestehen, geradeso wie Gleichgewichte zwischen drei Phasen in den Legierungen aus zwei Elementen nur bei einer einzigen Horizontale im Zustandsdiagramm möglich waren.

Alles in allem bildet die Betrachtung dieser komplizierten Systeme durchaus nichts prinzipiell Neues. Man kann aus diesen räumlichen Zustandsdiagrammen ganz ebenso wie aus den ebenen Diagrammen der

Zweistofflegierungen ohne weiteres entnehmen, in welcher Weise jede gegebene Legierung bei einer gewählten Temperatur aus verschiedenen flüssigen oder krystallinen Phasen aufgebaut ist, und daraus seine Schlußfolgerungen auf die Eigenschaften der betreffenden Legierung usw. ableiten.

Mikrographie.

Die meisten Legierungen werden durch Zusammenschmelzen und nachherige Krystallisation aus dem Schmelzfluß gewonnen. Entsprechend den geschilderten Zustandsdiagrammen passieren diese Legierungen bei ihrer Krystallisation mehr oder weniger ausgedehnte Gebiete, in welchen Krystalle verschiedener Zusammensetzung mit Schmelzen verschiedener Zusammensetzung im Gleichgewichte sind. Selten vollzieht sich die Krystallisation in einem einzigen Temperaturpunkte, wobei dann immer die sich ausscheidenden Krystalle dieselbe Zusammensetzung haben, wie die Schmelze. Im allgemeinen aber scheidet sich eine Krystallart zuerst aus und häufig folgt dann später die hinzutretende Krystallisation einer zweiten Art, oder die erst ausgeschiedene setzt sich mit der Schmelze unter Bildung der zweiten um u. dgl., es können ferner innerhalb des krystallisierten Zustandes noch zahlreiche Reaktionen zwischen den Krystallen sich vorfinden, und aus allen diesen Prozessen resultiert dann eine gewisse gesetzmäßige Anordnung der entstandenen Reaktionsprodukte in der erstarrten Legierung. Der Gefügeaufbau oder die Mikrostruktur derselben gibt also ein Abbild der in der Legierung vorgegangenen Krystallisation und der Umsetzungserscheinungen; auf Grund einer rationellen Betrachtung dieses Kleingefüges kann der Metallograph wie aus den Lettern eines alten Palimpsestes die ganze Entstehungsgeschichte und die Reihenfolge der Krystallisationen und Umsetzungen erkennen.

In der Technik kommen auch noch viele andere Vorgänge in den Legierungen in Frage. Legierungen werden geglüht, sie werden beim Guß schneller oder langsamer gekühlt, sie werden gewalzt, gehämmert und auf andere Weise bearbeitet. Sie können mit Gasen beladen gewesen sein und diese in einem bestimmten Stadium wieder abgegeben haben. Alle diese Erscheinungen lassen sich ebenfalls mit Hilfe des Mikroskopes verfolgen, und es hat sich heute bereits eine sehr vervollkommnete Lehre der Diagnose der thermischen und mechanischen Vorbehandlung metallischen Materials mit Hilfe des Mikroskopes entwickelt.

Konstitution der Legierungen und periodisches System der Elemente.

Wie gesagt, dienen die Zustandsdiagramme dazu, eine allgemeine Grundlage für die Betrachtung der Eigenschaften der Legierungen darzustellen. Wir werden noch später darauf zu sprechen kommen, wie die einzelnen Eigenschaften mit der Konstitution verknüpft sind. Hier sei noch auf einen anderen Punkt hingewiesen.

Es wäre natürlich wünschenswert, von all den etwa 5000 binären Legierungen und den ungeheuer vielen Legierungen komplizierter Zu-

sammensetzung die Konstitution in Form eines Zustandsdiagrammes zu kennen, um von vornherein die Eigenschaften dieser Systeme mehr oder weniger vollständig voraussagen zu können. Natürlich würde die Erreichung dieses Zieles nicht so leicht möglich sein und jedenfalls eine Unsumme von Arbeit erfordern, deren Bewältigung wir erst nach Jahrzehnten und Jahrhunderten erhoffen könnten. Es muß uns deshalb daran gelegen sein, allgemeine Gesetzmäßigkeiten zu erkennen, welche auch für eine noch nicht untersuchte Metallkombination deren Zustandsdiagramm in allgemeinen Umrissen vorauszusehen gestattet. Wir kommen da auf ein gewisses systematisches Studium der chemischen Eigentümlichkeiten der Elemente an sich, und damit auf das bekannte periodische System der Elemente, dessen große Bedeutung für das systematische Studium ihres chemischen Verhaltens ja allgemein bekannt ist. In der Tabelle ist dieses System in der von *Werner* gegebenen Anordnung dargestellt, allerdings mit einer Verkürzung, welche alle diejenigen selteneren Elemente fortläßt, deren Legierungen bis heute noch so gut wie gar nicht erforscht sind und deshalb sowohl für die Theorie wie für die Praxis noch nicht in Betracht kommen. Die wichtigsten Metalle sind in diesem System fettgedruckt, die seltensten und kaum erforschten klein gedruckt.

Periodisches System der Elemente (verkürzt).

H																
Li	Be	**B**	**C**											N	O	Fl
Na	**Mg**	**Al**	**Si**											**P**	S	Cl
K	Ca	Seltene Erdmetalle	Ti	V	**Cr**	**Mn**	**Fe**	**Co**	**Ni**	**Cu**	**Zn**	Ga	Ge	**As**	**Se**	Br
Rb	Sr		Zr	Nb	**Mo**		Ru	Rh	**Pd**	**Ag**	**Cd**	In	**Sn**	**Sb**	**Te**	J
Cs	Ba		Ce	Ta	**W**		Os	Ir	**Pt**	**Au**	**Hg**	**Te**	**Pb**	**Bi**		
	Ra		Th		U											

Wir gewahren nun zunächst in der Mitte dieses Systems eine zentrale Gruppe, welche die Metalle Eisen, Kobalt, Nickel und die sechs Platinmetalle: Ruthenium, Rhodium, Palladium, Osmium, Iridium und Platin umfaßt. Diese Metalle besitzen einen hohen Schmelzpunkt und zeichnen sich dadurch aus, daß sie in ganz ausgedehntem Maße sowohl miteinander, wie mit den meisten anderen Elementen feste Lösungen zu bilden vermögen. Wir können zu dieser Gruppe sogar noch die Nachbarelemente Mangan (links) und Kupfer, Silber, Gold (rechts) hinzunehmen, welche die gleichen Eigenschaften zeigen. Untereinander bilden alle diese Elemente vielfach sogar feste Lösungen in allen Verhältnissen. Ausnahmen kommen selten vor, und in diesen Fällen pflegt auch im flüssigen Zustande die gegenseitige Löslichkeit gering zu sein. So zeigt Silber in Kombination mit Eisen, Kobalt oder Nickel nur geringe Löslichkeit in geschmolzenem Zustande. Man kann Silber in einem Eisentiegel schmelzen, ohne daß sich das Eisen in der Silberschmelze löst. Bei Gold oder Kupfer würde das nicht möglich sein.

Vollständige Mischbarkeit der festen Lösungen finden wir unter anderen in den Systemen: Mangan-Eisen, Eisen-Kobalt, Eisen-Nickel, Kobalt-Nickel, Nickel-Kupfer, Mangan-Kupfer, Kupfer-Gold, Silber-Gold, Palladium-Silber, Platin-Gold, Palladium-Kupfer, Palladium-Gold u. a. m.

Dabei haben gewisse Erscheinungen ursprünglich Staunen hervorgerufen. Früher hat man die Fähigkeit zweier Substanzen, sich gegenseitig in ihren Krystallen zu vertreten, schlechthin als „Isomorphismus", mit der Identität ihrer Krystallform als eins betrachtet. Das ist nun durchaus nicht der Fall. Die Elemente dieser Gruppe gehören fast durchweg dem regulären System an. Auch der Krystallhabitus und alle weiteren Kennzeichen des inneren Aufbaues dieser Krystalle sind vielfach identisch; speziell die Elemente Kupfer und Silber beweisen die vollkommene Identität ihres Krystallbaues auch dadurch, daß sie beide mit Gold oder mit Palladium in allen Verhältnissen feste Lösungen zu bilden vermögen. Trotzdem vermag Kupfer nur einige Prozent Silber und Silber nur einige Prozent Kupfer in fester Lösung aufzunehmen. Diese Eigentümlichkeit ist im Zusammenhang mit krystallographischen Erscheinungen absolut nicht zu verstehen. Sie wird erst glaublich, wenn wir von diesen ganz absehen und die „festen Lösungen" in vollkommene Analogie setzen zu den flüssigen Lösungen, wo eine individuelle Struktur, wie bei den Krystallen, überhaupt nicht vorliegt und doch jedes Element seine Eigentümlichkeiten in bezug auf seine Löslichkeit oder Nichtlöslichkeit gegenüber anderen Elementen zeigt.

Neugebildete intermediäre Krystallarten entstehen in den Kombinationen dieser bisher erwähnten 13 Zentralelemente miteinander überhaupt sehr selten. Die Eigenschaften dieser Systeme ändern sich deshalb entweder innerhalb der festen Lösungen variierender Zusammensetzung oder innerhalb der heterogenen Gemische der beiden elementaren gesättigten festen Lösungen in ziemlich einfacher Weise und lassen sich ohne Schwierigkeit mehr oder weniger genau vorausberechnen. Neue Krystalle, die völlig veränderte Eigenschaften mit sich bringen würden, sind hier nicht vorhanden. Es kommt noch hinzu, daß die meisten Eigenschaften, welche die Technik braucht, sich in denjenigen Legierungen finden, die aus homogenen festen Lösungen anderer Elemente in einem Ausgangselemente bestehen. Und deshalb ist aus diesem Bereich eine außerordentlich hohe Anzahl von Legierungen bekannt, die zu den allerverschiedensten Zwecken Verwendung finden.

Geht man nun von dieser Zentralgruppe nach links, so kommt man zu den Reihen Chrom, Molybdän, Wolfram, Uran, dann zu Vanadin und Titan und ihren Homologen und endlich zu den seltenen Erdmetallen, von denen als einzige Repräsentanten in dem hier stehenden abgekürzten System nur Skandium und Yttrium genannt sind. Im Verhalten gegenüber diesen Elementen finden wir, je weiter wir fortschreiten, desto deutlicher einen Wandel im Charakter der Zustandsdiagramme. Zuerst ist die Ausbildung fester Lösungen noch sehr reichlich, gleichzeitig treten aber auch inter-

mediäre Krystallarten auf, die vollkommen neue Eigenschaften mit sich bringen. Auch diese intermediären Krystallarten besitzen zunächst noch die Fähigkeit, feste Lösungen über mehr oder weniger ausgedehnte Konzentrationsbereiche zu bilden, aber allmählich hört dies auf, die intermediären Krystallarten beschränken sich auf gewisse engbegrenzte Konzentrationen, die dann meistens mit einfachen Atomverhältnissen zusammenfallen, und man faßt diese neuen Krystallarten dann als einfache chemische Verbindungen auf. So hat man eine Reihe von Titaniden, Siliziden und Karbiden nachgewiesen.

Die intermediären Krystallarten haben eine allgemeine Eigenschaft, die von größter technischer Bedeutung ist. Sie besitzen eine höhere Härte und zugleich eine höhere Sprödigkeit als die Elemente, aus denen sie entstanden sind. Die Sprödigkeit ist in vielen sogar so hoch, daß Legierungen, die zum größten Teil aus solchen Krystallarten bestehen, ohne weiteres pulverisierbar sind. Für die Verwendung zu den meisten technischen Zwecken scheiden solche Legierungen ohne weiteres aus, und der technische Erfinder kann von vornherein deshalb seine Untersuchungen auf diejenigen Konzentrationsgebiete beschränken, wo solche Krystallarten kaum oder gar nicht vorhanden sind.

Geht man weiter zu den Erdmetallen Kalizum, Strontium, Baryum, Radium und von da zu den Alkalimetallen Lithium, Natrium, Kalium, Rubidium, Caesium nebst dem Wasserstoff über, so tritt die Bedeutung dieser intermediären Krystallarten immer mehr und mehr hervor.

Ganz ähnliche Erscheinungen finden wir bei dem Übergang nach rechts; schon bei der Reihe Magnesium, Zink, Kadmium, Quecksilber finden wir das Auftreten reichlicher intermediärer Krystallarten. Im System Kupfer-Zink existiert eine ganze Reihe derselben. Die kupferreichste von ihnen hat etwa gleiche Teile Kupfer und Zink. Bei zinkreicheren Konzentrationen drängen sich die übrigen zusammen. Technisch verwertbar sind deshalb nur diejenigen Legierungen, deren Gehalte erheblich hinter 50% Zink zurückbleiben, es sind das die wohlbekannten Messinge. Das System Silber-Kadmium zeigt eine ganz merkwürdig vollkommene Analogie zu dem System Kupfer-Zink. Das System Gold-Quecksilber ist noch nicht genau erforscht. Von ganz ähnlichem Typus sind nun alle die 52 Kombinationen, die sich durch Vereinigung eines dieser vier Elemente mit einem der dreizehn Elemente der Zentralgruppe aufstellen lassen. Die Ausbildung fester Lösungen wird im allgemeinen am größten bei dem untersten Gliede der Reihe, dem Quecksilber, während beim obersten Gliede der Reihe, dem Magnesium, die festen Lösungen an Ausdehnung abnehmen, auch die intermediären Krystallarten sich auf engere Konzentrationen beschränken und vielfach im Zustandsdiagramm mit selbständigem maximalen Schmelzpunkt heraustreten.

Weiter rechts schließen sich an das Element Quecksilber die drei niedrig schmelzenden Metalle Thallium, Blei und Wismut an. Diese drei sind durch sehr geringe Verwandtschaft mit den hochschmelzenden Elementen

der Zentralgruppe ausgezeichnet, feste Lösungen finden wir nur in geringer Ausdehnung, intermediäre Krystallarten nur in den seltensten Fällen, wie in der Kombination Nickel-Wismut, und sogar im flüssigen Zustande ist die Mischbarkeit meist sehr beschränkt, vielfach überhaupt nicht nachweisbar. Diese Kombinationen sind also ausgezeichnet durch mehr oder weniger ausgeprägte Mischungslücken der gemischten Schmelzen, in deren Gebiet dann die Legierungen durch Zusammenschmelzen nicht erhalten werden können.

Über das Verhalten der über dem Thallium stehenden Elemente ist wenig bekannt. Beim Übergang von Blei und Wismut zu den über ihnen stehenden Elementen Zinn und Antimon bemerken wir einen scharfen Wechsel im Charakter, jetzt wird die Mischbarkeit im flüssigen Zustande mit den Elementen der Zentralgruppe fast in allen Fällen eine vollkommene und es treten eine Reihe von intermediären Krystallarten hervor, die wegen des Zusammenfallens ihrer Zusammensetzungen mit einfachen Atomformeln den Charakter von Stanniden und Antimoniden gewinnen. Dies prägt sich immer deutlicher aus, je weiter wir von dem Element Antimon zu Arsen, Phosphor, Stickstoff, zu der Reihe Tellur, Selen, Schwefel, Sauerstoff und gar zu den Halogeniden fortschreiten.

Was schließlich noch das Verhalten dieser letzten Gruppen Thallium—Blei—Wismut und Zinn—Antimon zueinander und nicht zu der Zentralgruppe anbetrifft, so finden wir im allgemeinen bei der Vereinigung dieser leichtflüssigen Elemente miteinander eine sehr geringe Neigung zur Bildung fester Lösungen, im flüssigen Zustande ist die Mischbarkeit meist eine vollkommene, so daß sich die Legierungen durch Zusammenschmelzen herstellen lassen. Die Ausbildung intermediärer Krystallarten ist zwischen den Elementen Zink, Kadmium, Quecksilber, Thallium, Blei und Wismut, auch Zinn zunächst eine recht geringe und nimmt erst zu, wenn wir über das Antimon zu den Elementen mit mehr metalloidem Charakter fortschreiten.

Am lebhaftesten finden wir also alles in allem die Neigung zur Ausbildung zahlreicher intermediärer Krystallarten mit stark veränderten Eigenschaften und geringer Ausbildung fester Lösungen auf dem rechten und dem linken Flügel des Systems. Bei der Vereinigung von Repräsentanten dieser beiden Flügel miteinander, wie z. B. von Natrium mit Arsen, entstehen sogar Verbindungen, die, wie schon anfangs gestreift wurde, sich ihrem Charakter nach vollkommen aus dem Bereich der Legierungen entfernen, um in das Reich der Salze überzugehen.

Eine solche Übersicht, deren Wesen der erste große Zweck der Metallographie, und zwar der Konstitutionslehre ist und an deren Präzision und Vervollkommnung unausgesetzt gearbeitet wird, gestattet uns im allgemeinen auch für zwei Metalle, deren gegenseitiges Verhalten noch nicht klargestellt ist, von vorherein vorauszusagen, ob intermediäre Krystallarten mit stark veränderten Eigenschaften oder nur feste elementare Lösungen auftreten, ob ferner Mischbarkeit im flüssigen Zustande zu er-

warten ist oder nicht und damit eine Vereinigung der betreffenden Metalle durch einfaches Zusammenschmelzen.

Homogene Gleichgewichte.

Die bisher behandelten Zustandsdiagramme enthalten nun aber noch nicht alles, was sich über die Konstitution der Metallegierungen sagen läßt, sie sagen lediglich aus, welche verschiedenen Phasen, Schmelzen und Krystallarten existieren und innerhalb welcher Grenzen die Zusammensetzung derselben bei den verschiedenen Temperaturen zu variieren vermag. Damit ist aber durchaus noch nicht alles Wissenswerte erschöpft.

So wie sich die Metallegierung aus einzelnen Krystallen aufbaut, so bauen sich die Krystalle oder die Schmelze ihrerseits wieder aus Molekülen und Atomen auf. In jeder beliebigen festen oder flüssigen Lösung haben wir verschiedene Atom- oder Molekulararten anzunehmen. Diese stehen wiederum nach gewissen Gesetzen in einem chemischen Gleichgewicht miteinander, ebenso wie sich die Gleichgewichte zwischen den einzelnen Phasen in Gesetze fassen lassen. Die Gesetze beider Arten sind indessen vollkommen verschieden. Die Gesetze, welche die Gleichgewichtslagen zwischen verschiedenen Phasen eines heterogenen Systems behandeln, werden kurz als die Gesetze der heterogenen Gleichgewichte bezeichnet. Nun wollen wir uns zu den Gesetzen über die Gleichgewichte zwischen Molekülen innerhalb der einzelnen homogenen Phasen wenden, welche als homogene Gleichgewichte zusammengefaßt werden.

Die Entwicklung physikalisch-chemischer Theorien hat uns dazu geführt, die Atome eines homogenen Systems nicht als in Ruhe befindlich anzunehmen. In einem Gase müssen wir sie uns durcheinander tanzend vorstellen, wie etwa einen spielenden Mückenschwarm an einem Sommerabend. Die Atome vereinigen sich zu gewissen Molekülen, um im nächsten Augenblicke sich wieder voneinander zu trennen und in anderer Gruppierung mit anderen Atomen sich zu Molekülen momentan zu vereinigen. Der ganze Zustand ist eine unausgesetzte Bewegung, eine stete Vereinigung und Lösung, aber der Gesamtzustand des Ganzen läßt sich als ein Durchschnitt auffassen, mit dem sich mathematisch rechnen läßt. Bei jeder beliebigen Temperatur haben wir einen bestimmten Gesamtprozentsatz an freien Atomen und an allen möglichen Gruppierungen dieser Atome miteinander zu gewissen im Systeme möglichen Molekülen. Je höher die Temperatur, desto größer im allgemeinen der Prozentsatz der in jedem Moment frei umherschwirrenden Atome. Würde man eine Anzahl freier Atome zu diesem System hinzufügen, so würden sie in dem System eine entsprechende Anzahl freier Atome dazu treiben, den vorhandenen Molekülen andere zuzugesellen und so deren Menge im Gemisch zu erhöhen, bis der Gesamtprozentgehalt an diesen Molekülen wieder derselbe ist, wie er vor dem Zusatz der freien Atome war. Ebenso würde ein Zusatz gewisser Moleküle in dem Gemisch eine entsprechende Aufspaltung vorhandener Molekül[illegible]re hervorrufen. Zusatz nur einer einzigen Atomart würde in gewisser Weise

das relative Mengenverhältnis der verbundenen und freien Atome zueinander ändern. Kurz und gut, es kommt für den Gesamtzustand ein Gleichgewicht zustande, welches von der Temperatur und dem Mischungsverhältnis der verschiedenen Atome abhängig ist. Ganz im Gegensatz zu dem Grundsatz, nach welchem im heterogenen Gleichgewicht zwischen den verschiedenen Phasen die Lage des Gleichgewichts unabhängig von den relativen Mengen der Phasen ist, indem sich beispielsweise ein Gleichgewicht zwischen Mutterlauge und Bodenkrystallen nicht ändert, wenn zu der Mischung gesättigte Mutterlauge von gleicher Temperatur hinzugegossen wird, haben wir hier im homogenen Gleichgewicht der Moleküle eine sehr empfindliche Abhängigkeit der Gleichgewichtslage von dem Mischungsverhältnis der verschiedenen Atome. Jede Veränderung der Temperatur führt eine Veränderung des Gleichgewichtes herbei, und wir erhalten so innerhalb des gasförmigen Zustandes eine kontinuierliche Verschiebung der relativen Mengen der vorhandenen Moleküle in Abhängigkeit von der Temperatur.

Im flüssigen Zustande kehren nun dieselben Verhältnisse wieder wie im gasförmigen, wenn auch die Beweglichkeit der Atome hier erheblich geringer geworden ist. Ja sogar im krystallisierten Zustande ist diese Beweglichkeit fraglos immer noch vorhanden, und wir dürfen uns deshalb einen Metallkrystall nicht als eine tote Substanz vorstellen, sondern im Zustande einer fortgesetzten inneren Bewegung durch Vereinigung und Aufspaltung der Moleküle in ihre Atome.

Über diese Molekularzustände innerhalb erkalteter krystallisierter Legierungen wissen wir nun zunächst außerordentlich wenig. In gewissen Fällen gestatten uns Erscheinungen der Phasengleichgewichte, das heißt die Gestalt der Sättigungslinien, welche die einzelnen homogenen Phasengebiete abgrenzen, Rückschlüsse auf die Zustände der Moleküle innerhalb derselben. Bisher hat man nur in Messungen der elektrischen Leitfähigkeit ein Mittel, einen Einblick in die Molekularzustände fester Lösungen zu tun. Trotzdem aber sind sie von Bedeutung. Es muß den Theoretiker notwendig interessieren, zu welchen Molekülen chemischer Verbindungen sich zwei Metalle zu vereinigen vermögen, von deren Kombination das Zustandsdiagramm zunächst nur aussagt, daß eine Reihe flüssiger und fester Lösungen von gewissen variablen Abgrenzungen existieren. So entsteht beispielsweise die Frage, welche Art von Molekülen zwischen Kupfer und Zink mögen innerhalb der festen Lösungen existieren, die in Fig. 13 als das Feld IV bezeichnet ist. Es war schon gesagt worden, daß, wenn gewisse Zustandsfelder sich auf enge Konzentrationen beschränken, die obendrein mit einfachen Atomformeln zusammenfallen, daß man dann ohne weiteres diese neuen Krystallarten als Verbindungen auffaßt, das heißt mit anderen Worten präziser, daß man annimmt, in diesen Krystallarten seien vorwiegend Moleküle der entsprechenden Verbindung zu finden. Solche Erscheinungen lagen beispielsweise vor bei den Verbindungen Cu_2Mg und $CuMg_2$ in Fig. 11. Wo sich aber die festen Lösungen über

weitere Konzentrationsgebiete erstrecken, sind solche Schlüsse von vornherein ganz unmöglich.

Ein allgemeines Gesetz besagt nun, daß eine Molekül- oder freie Atomart, die in irgend einer der Phasen eines heterogenen Systems auftritt, auch in allen anderen Phasen dieses Systems wiederkehren muß. Wenn wir beispielsweise in dem erwähnten Falle auf die Existenz der beiden Verbindungen Cu_2Mg und $CuMg_2$ innerhalb der Krystallarten III und IV schließen, so müssen auch Moleküle dieser selben beiden Arten neben Molekülen aus Kupfer und freiem Magnesium ebenso in der Schmelze vorhanden sein, und auch die Kupferkrystalle und die Magnesiumkrystalle (obwohl deren Sättigungsgehalt an anderem Metalle hier beiderseits sehr gering zu sein scheint) müssen außer ihren eigenen Atomen Atome des zweiten Elementes und Moleküle der beiden Verbindungen ebenso aufweisen.

So haben wir nun ganz allgemein recht komplizierte und noch völlig unbekannte Zustände innerhalb der einzelnen Phasen. Solange sich die Gleichgewichte zwischen diesen Molekülen stets momentan einstellen, haben wir bei jeder beliebigen Temperatur immer wieder genau dieselben Zustände, und wir beobachten dann auch immer wieder dieselben äußeren Eigenschaften dieser Phasen, ebenso dieselben Sättigungsgrenzen und die gleiche Lage des gesamten Kurvenbildes des Zustandsdiagrammes überhaupt.

Erleiden diese Gleichgewichte dagegen Verzögerungen, so haben wir es mit langsam sich ändernden inneren Zuständen zu tun. Mit diesen Zuständen ändern sich dann mehr oder weniger auch die Eigenschaften und die Erscheinungen der heterogenen Gleichgewichte.

Solche Fälle waren ursprünglich wenige bekannt, aber gerade in den letzten Jahren hat die genauere metallographische Forschung mehr und mehr solche Fälle aufgedeckt, und wir stehen heute der Notwendigkeit gegenüber, diese Molekularzustände mit äußerster Sorgfalt zu berücksichtigen, wenn wir allerhand Störungen der heterogenen Gleichgewichte und allerhand merkwürdige allmähliche Änderungen innerhalb der Legierungen, welche je nach der thermischen Vorgeschichte andere Zustände derselben erzeugen, verstehen wollen.

Vor allen Dingen müssen wir immer bedenken, daß die Diskussionen um die Existenz gewisser Verbindungen zwischen metallischen Elementen in zwei Teile aufgelöst werden muß, erstens in die Frage, welche intermediären Krystallarten sich ausbilden, und zweitens die Frage, welche Molekelarten gewisser Verbindungen innerhalb dieser verschiedenen Krystallarten zu suchen und zu finden sind.

Korngröße und Einformung.

Und noch ein dritter Faktor tritt hinzu, der in dem Zustandsdiagramm keinen Ausdruck findet, aber auch mit den Gleichgewichten der Moleküle und Atome nichts zu tun hat, das ist der Einfluß der Korngröße. Während das Zustandsdiagramm mitteilt, wieviel verschiedene

Krystallarten vorhanden sind und welche Zusammensetzung dieselben haben, sagt es nichts darüber aus, wieviel einzelne Krystallindividuen von jeder Art vorhanden sind, ob ein ganz feinkörniges Gemisch der betreffenden Krystallarten oder ein grobkörniges vorliegt, oder ob vielleicht jede Krystallart nur durch ein einziges Krystallindividuum repräsentiert wird.

Es ist aber a priori leicht einzusehen, daß die Eigenschaften einer Legierung auch von dem Faktor der Korngröße abhängen müssen. Zunächst was die mechanisch-technischen Eigenschaften, die Festigkeit, Elastizität usw. einer Metallmasse anbelangt, so ist es wohl zu verstehen, daß diese sich mit der Korngröße des Aggregates ändern müssen. Hier sind die Änderungen in der Tat auch sehr deutlich, und die mechanischen Eigenschaften waren es auch, die durch ihre Abhängigkeit von der Korngröße zuerst die Aufmerksamkeit auf die Bedeutung derselben lenkte.

Nach und nach kamen dann aber auch analoge Beobachtungen über andere Eigenschaften, wie z. B. die Thermokraft, die Dichte, die elektrische Leitfähigkeit usw. hinzu, und heute wissen wir, daß alle Eigenschaften sich mit der Korngröße ändern und daß der Zustand einer Metallegierung erst dann eindeutig definiert ist, wenn wir außer ihrer heterogenen Konstitution und ihrem inneren Molekularzustande auch über die mittlere Korngröße orientiert sind.

Auch ihre wissenschaftliche Erklärung, d. h. die Aufdeckung eines Zusammenhanges mit sonstigen physikalisch-chemischen Erscheinungen, haben diese Einflüsse in neuerer Zeit erfahren, und zwar durch die Hilfe eines anderen Zweiggebietes moderner physikalisch-chemischer Forschung: der Kolloidchemie.

Bezeichnet man die gesamte summierte Oberfläche aller Krystalle in einem krystallinischen Aggregat als die innere Oberfläche W und die Summe der Volumina der Krystalle als ihr Gesamtvolumen V, so erhalten wir durch den Quotienten W : V ein Maß für die Kornfeinheit des Systems. Im Sinne der Kolloidchemie wird diese Größe als der „Dispersitätsgrad" bezeichnet.

Man hat nun erkannt, daß ein System um so instabiler ist, je höher sein Dispersitätsgrad ist. Bei Flüssigkeiten ist dies ja eine allgemein beobachtete und bekannte Erscheinung. Ein inniges Gemisch zweier verschiedener ineinander nur begrenzt löslicher Flüssigkeiten, das wir als Emulsion bezeichnen, hat stets das Bestreben, nach und nach grobtröpfiger zu werden, indem sich die fein verteilten Tröpfchen zu einzelnen größeren zusammenlagern.

Die schon mehrfach erwähnte Analogie zwischen den flüssigen und festen Lösungen legt von vornherein die Vermutung nahe, daß durch dieselben Kräfte, die zwei Flüssigkeitströpfchen, etwa zwei Quecksilberkügelchen, veranlassen, in ein einziges zusammenzufließen, sobald sie sich berühren, ebenso auch zwei gleichartige Krystalle, die in innigem Kontakt miteinander gebracht sind, veranlaßt werden, in einen einzigen neuen Krystall zusammenzufließen, dessen Volumen dann der Summe der Volumina der

beiden ursprünglichen Krystalle gleich, dessen Oberfläche aber kleiner ist, als die Summe der Oberflächen der beiden ursprünglichen Krystalle.

Zwei Krystalle gleicher Art, die als selbständige unterscheidbare Individuen im Kontakt miteinander stehen, stellen also einen instabilen Zustand dar. Jedes metallische Krystallkonglomerat ist um so instabiler, je feinkörniger es ist. Diese Instabilität beruht hier wie stets auf einer Aufspeicherung potentieller Energie, die beim Fortschreiten des Prozesses ausgelöst wird. Jede Erhöhung der Temperatur, die den krystallinischen Zuständen eine bessere Beweglichkeit gestattet, läßt diesen Prozeß sofort eintreten und nach und nach weiter verlaufen.

Ein Konglomerat von lauter Krystallen derselben Art ist also nicht als Ruhezustand aufzufassen, da alle diese einzelnen Individuen zu einem einzigen großen Krystallindividuum verschmolzen werden. Haben wir dagegen Gemische verschiedener Krystallarten, so sind immer wieder die Individuen gleicher Art durch zwischenliegende Individuen der anderen Art getrennt, und ein Wachstum kann sich jetzt nur in der Weise vollziehen, daß die Individuen gleicher Art durch die trennenden Individuen der anderen Art hindurch zueinander hindiffundieren. Dies erklärt sich durch die bekannte Erscheinung, daß sehr feine Krystallpulver eine höhere Löslichkeit in anderen Phasen, mit denen sie in Berührung stehen, haben als grobe Pulver; so haben auch von zwei Krystallen gleicher Art, die in unserem heterogenen Krystallgemisch von zwei verschiedenen Seiten her ein Krystallindividuum der anderen Art berühren, eine ungleiche Löslichkeit. Der kleinere Krystall trachtet danach, sich etwas mehr zu lösen, der lösende Krystall der anderen Art aber darf in seinem Innern einen ungleichen Konzentrationsgehalt im Gleichgewichtszustande nicht dulden, er gleicht den Gehalt durch Diffusion aus und wird nun an der anderen Seite, wo der größere Krystall der ursprünglichen Art liegt, in bezug auf diesen übersättigt. Hier scheidet er also Substanz aus, die sich mit diesem Krystall vereinigt und dessen Wachstum hervorruft. So muß also von zwei Krystallen, die denselben Krystall einer anderen Art berühren, immer der größere auf Kosten des kleineren wachsen. Auch im Gemisch nur einer einzigen Krystallart kann man mit unzweifelhafter Deutlichkeit nachweisen, daß die größten Krystalle am schnellsten wachsen und so auf Kosten der kleineren Individuen ihrer Umgebung sich vergrößern. Ein absoluter Stillstand wird nach dem Gesagten also auch in einer heterogenen Legierung beliebig vieler verschiedener Krystallarten erst in dem Moment erreicht, wo die Individuen jeder einzelnen Art sich zu einem einzigen Individuum dieser Art gesammelt haben und zum Schluß nicht mehr verschiedene Individuen vorliegen, als verschiedene Arten vorhanden sind.

Um vollkommen dieses Ende zu erreichen, bedarf natürlich eine Legierung bei der immerhin geringeren Diffusionsgeschwindigkeit im krystallisierten Zustande unerreichbar langer Zeiträume. Da sie nun das Gleichgewicht nicht erreichen kann, ist sie tatsächlich in einem instabilen

Zustande und es ergibt sich das interessante Resultat, daß jede beliebige Legierung, die wir in Fällen der Wirklichkeit vor uns haben, ein instabiles System vorstellt, selbst wenn das chemische Gleichgewicht vollkommen erreicht ist, und sich in Anstrebung eines Gleichgewichtszustandes fortgesetzt langsam ändern muß und vor allen Dingen nach jeder Erhitzung, durch die den Molekülen größere Beweglichkeit verliehen worden ist, sich in dieser Richtung weiter verändert und einen neuen Zustand angenommen hat.

Die mit diesen Veränderungen verbundene Änderung der latenten Energie macht es ohne weiteres klar, daß auch alle Eigenschaften mehr oder weniger starke Veränderungen mit diesem erwähnten „Koaleszenz-“ oder „Einformungsprozeß“ erleiden müssen, und daraus ergibt sich die große Bedeutung, die dieser Prozeß neben den chemischen Vorgängen für die Eigenschaften aller metallischen Stoffe hat.

Heterogene Kinetik.

Die in den Zustandsdiagrammen niedergelegte Beschreibung der Gleichgewichtsbeziehungen zwischen den verschiedenen Phasen bezeichnen wir kurz als die heterogene chemische Statik. Ebenso nennen wir die Gleichgewichtsbeziehungen zwischen den Molekülen innerhalb der einzelnen homogenen Phasen die homogene chemische Statik. Beide geben die Lehre von den Gleichgewichtszuständen. Eine Ergänzung dieser Lehre bildet die Lehre von den Gesetzen der Prozesse, mit deren Hilfe diese Gleichgewichtszustände erreicht werden, und diese Gesetze fassen wir zusammen unter dem Namen der heterogenen und homogenen chemischen Kinetik. Hier spielen eine ganze Reihe von einzelnen Faktoren mit.

Wenn eine neue Krystallart sich aus der Schmelze oder aus einem halbflüssigen Gemisch oder aus einem Gemenge anderer Krystalle bilden soll, so bedarf diese Bildung immer eines ersten Anstoßes, welchen wir als die Kernbildung bezeichnen. Die Intensität dieser Kernbildung ist nicht bei allen Temperaturen und Konzentrationen dieselbe. Abgesehen davon, daß die Kernbildung eines Körpers im allgemeinen an das Zustandsfeld gebunden ist, in welchem dieser Körper überhaupt nur stabil ist, zeigt die Kernbildung noch weitere Abhängigkeiten. Beispielsweise beobachtet man bei einem reinen Metall bei der Abkühlung aus der Schmelze unter seinen Krystallisationspunkt, daß die Intensität der Kernbildung zunächst mit fallender Temperatur immer kräftiger wird, aber bei weiterer Abkühlung schließlich wieder abnimmt. Man passiert also ein Maximum. Bei vielen Stoffen beobachtet man, daß bei tiefen Temperaturen die Intensität der Kernbildung wieder so gering wird, daß überhaupt die Krystallisation sich gar nicht mehr einleiten läßt, nachdem einmal infolge einer mehr oder weniger raschen Abkühlung das Gebiet mit maximaler Kernbildung durchschritten ist, ohne daß die Kerne Zeit gefunden haben sich zu bilden.

Die Kernbildung kann in vielen Fällen außerordentlich träge sein. Deshalb kommt es vor, daß wir ein metallisches System in ein gewisses Zu-

standsfeld bringen können, wo eine neue Krystallart stabil wird, und trotzdem diese Krystallart beliebig lange ausbleiben kann, weil der erste Anstoß der Kernbildung fehlt.

Als ein interessantes Beispiel dieser Art sei angeführt, daß alles gewöhnliche Zinn bei gewöhnlicher Temperatur unterhalb 18° sich in einem unstabilen Zustande befindet. Stabil ist hier eine andere Modifikation des Zinnes, die ein lockeres graues Pulver darstellt, weshalb der Übergang unseres gewöhnlichen Zinnes in diese in Wahrheit stabile Modifikationen einen Zerfall unserer Zinngegenstände in ein graues Pulver darstellt. Glücklicherweise ist hier die Kernbildung so träge, daß gewöhnlich keine Gefahr besteht, aber bei weiterer Abkühlung wächst die Intensität der Kernbildung und scharfer Frost vermag den Prozeß einzuleiten.

Ein wichtiger Faktor zu dieser Kernbildung ist die sogenannte Impfung, die darin besteht, daß eine künstliche Kernbildung herbeigeführt wird, indem man in das betreffende Metallgemisch schon früher fertig gebildete Krystalle der neuen Krystallart einführt, welche entstehen soll. So kann man beispielsweise den Prozeß des Überganges unseres gewöhnlichen Zinnes in die stabile graue Form durch Aufstreuen des grauen Krystallpulvers auf bisher unberührte Zinngegenstände in diesen einleiten. Diese Vorgänge haben der Zinnumwandlung den Namen „Zinnpest“ eingetragen. Analoge Erscheinungen kehren bei anderen Temperaturen und anderen Mischungen in der Metallographie in ungezählten Varianten wieder.

Ein anderer Faktor der heterogenen Kinetik ist die Krystallisationsgeschwindigkeit. Ist nämlich die Kernbildung eingeleitet, so ist damit durchaus noch nicht gesagt, daß nun auch die entstehende Krystallart sich sofort in vollem Maße so weit entwickelt, als ihr Gleichgewichtszustand im heterogenen System angeben würde. Jeder Krystall zeigt eine ganz bestimmte Wachstumsgeschwindigkeit, die von seiner spezifischen Eigenart und von der Temperatur abhängt. Ähnlich wie die Kernbildung zeigt auch diese Krystallisationsgeschwindigkeit bei der Abkühlung eines Körpers unter seinen Krystallisationspunkt zuerst eine Zunahme und dann nach Erreichung eines Maximums bei weiterer Abkühlung wieder eine allmähliche Abnahme.

Ein weiterer wichtiger Faktor ist die Diffusionsgeschwindigkeit. Wenn in einem krystallisierten Gemisch Reaktionen verlaufen sollen, so können die verschiedenen reagierenden Substanzen nur mit Hilfe von Diffusionsprozessen an den Reaktionsherd, wo sie sich miteinander umsetzen, hingelangen, denn auf anderem Wege ist ein Transport der krystallisierten Substanz nicht denkbar. Die treibende Kraft dieser Diffusionsprozesse ist ein Gesetz, nach welchem ein Krystall, der in seinem Innern an verschiedenen Punkten ungleiche Zusammensetzung hat, diese Ungleichheit durch Diffusionsprozesse ausgleichen muß, damit ein Gleichgewicht zustande kommen kann. Die Diffusionsgeschwindigkeit in den Krystallen ist bei gewöhnlicher Temperatur sehr gering, wird aber schon bei dunkler Rotglut lebhaft, und bei heller Weißglut verlaufen die Diffusionsprozesse in

den Krystallen schon mit einer Geschwindigkeit, die von der Diffusionsgeschwindigkeit in den Schmelzen nicht mehr allzusehr absteht.

Darstellungsmethoden.

Die homogene und heterogene Kinetik ist als Wissenschaft nicht auf die Metallographie beschränkt, sondern sie ist die exakte und genaue Behandlung aller chemischen Prozesse. Sie bildet deshalb auch die Grundlage für alle Darstellungsmethoden von Legierungen. Da die Metallographie sich nur mit den metallischen Zuständen selbst beschäftigt, gehören ihr streng genommen nur diejenigen Darstellungsmethoden von Legierungen an, welche bereits von metallischen Zuständen ausgehen. Hierhin gehört vor allem die weitaus häufigste und einfachste Darstellungsmethode von Legierungen: durch Zusammenschmelzen der Komponenten und nachheriges Erkaltenlassen der Schmelze. Die neuere Erkenntnis von der Lebhaftigkeit, mit der auch innerhalb krystallisierter Zustände sich chemische Reaktionen vollziehen können, hat uns darüber belehrt, daß das Zusammenschmelzen zwar meist der einfachste, niemals aber ein notwendiger Weg ist. Man kann die Komponenten auch einfach als krystalline Pulver zusammenstampfen und dann durch Erhitzen die notwendigen Prozesse zwischen ihnen einleiten, die zu einer gegenseitigen Legierung und zur Einstellung des Gleichgewichtes innerhalb derselben führen. Ein vielfach angewendetes Verfahren ist auch das, die betreffenden Metalle als sehr fein zerstäubtes Pulver auf eine gegebene Fläche mit großer Gewalt aufzuspritzen. Die durch das Aufschlagen der einzelnen Teilchen auf die Unterlage freiwerdende Wärmemenge genügt dann, jedes einzelne Teilchen mit den vorhergehenden und nachfolgenden innig zu verschweißen, und ein eventuelles nachheriges kurzes Ausglühen genügt dann, in dem innigen Gemisch das Gleichgewicht zu vervollständigen, wenn überhaupt auf Erreichung eines solchen Wert gelegt wird. Die Entwicklung des Gebrauches von Metallfäden in unseren Glühlampen hat zu einer ganzen Reihe von Prozessen geführt, nach denen man Legierungen erzeugt, ohne dabei Schmelzung anzuwenden.

Im Gegensatz zu all diesen Methoden, die von schon vorher gewonnenen Metallen direkt ausgehen, gehören alle anderen Methoden, welche bei der Darstellung der Legierungen die betreffenden Metalle oder einen Teil derselben erst aus anderen Verbindungen abscheiden, streng genommen nicht mehr in das Gebiet der Metallographie, sondern in das der Metallurgie, d. h. in das Gebiet der Lehre von der Gewinnung der freien Metalle aus ihren Erzen oder sonstigen Verbindungen. Trotzdem lassen manche speziell interessante Prozesse sich ebensowenig aus dem Reiche der Metallurgie wie aus dem der Metallographie fortdenken, es sei nur erinnert an das so erfolgreiche und weit verbreitete sogenannte Goldschmidtverfahren (nach seinem Erfinder so genannt), das darin besteht, daß man ein Gemisch von Aluminiumpulver und irgend welchen geeigneten Metallverbindungen durch Erhitzen in eine explosive Reaktion miteinander bringt. Das Aluminium entzieht dabei dem anderen Metall die Elemente, an welche

dieses gebunden war, um sich dann, falls es im Überschuß verwendet wurde, mit diesem Metalle selbst zu einer Legierung zu vereinigen. Die weitere Ausarbeitung dieses Verfahrens hat dazu geführt, auch eine große Anzahl anderer aluminiumfreier Legierungen auf diesem Wege zu erzeugen.

Chemische Eigenschaften. Korrosion.

Ebenso wie die Stoffe erst dann in das Interessengebiet der Metallographie eintreten, wenn sie in metallischer Form aus anderen Verbindungen abgeschieden werden, so verlassen sie dieses Interessengebiet wieder in dem Momente, wo sie unter Aufgabe ihres freien metallischen Zustandes wieder in andere Körper übergegangen sind. Bei diesen Prozessen interessiert den Metallographen nur die Geschwindigkeit, mit der die metallischen Substanzen auf verschiedenen Wegen ihren freien Zustand verlassen können, und die Bedingungen, unter denen sie diesen Angriffen ausgesetzt oder vor ihnen geschützt sind.

Die Lehre von der Geschwindigkeit, mit der die metallischen Körper durch Reaktion mit anderen Stoffen in neue Verbindungen übergehen, ist mit anderen Worten die Lehre von dem chemischen Verhalten der metallischen Substanzen. Als zweckmäßig hat sich herausgestellt, diese Lehre nach den drei Aggregatzuständen zu ordnen und die Reaktion der metallischen Körper mit gasförmigen, flüssigen und festen Stoffen gesondert zu betrachten. Die Reaktion mit festen Stoffen kommt wegen ihrer Trägheit und die mit Gasen wegen des verdünnten Zustandes derselben weniger in Betracht. Die letzteren brauchen uns im wesentlichen nur bei erhöhten Temperaturen und in solchen Fällen zu beschäftigen, wo diese Gase besonders lebhaft reagierend sind und deshalb energisch die Metalle in neue Verbindungen überzuführen vermögen.

Von allgemeiner Bedeutung sind nur die Reaktionen gegenüber flüssigen Substanzen, und zwar in allererster Linie gegenüber wässerigen Lösungen, speziell der allmähliche Angriff durch Flüssigkeiten, die in der Technik und Praxis in erster Linie vorkommen, vor allen Dingen natürliche Gewässer (Fluß-, See- und Meerwasser) mit ihren mannigfaltigen Verunreinigungen, endlich auch Säure und Salzlösungen, da wo sie gebraucht werden. Dieser allmähliche Angriff wird mit dem speziellen Namen „Korrosion“ bezeichnet.

Das Korrosionsproblem besitzt gerade gegenwärtig das Interesse der weitesten Kreise, weil man allgemein fühlt, daß die Zeit für die wissenschaftliche Aufklärung dieses so ungemein wichtigen Problems reif geworden ist. Mit anderen Worten könnte man die Korrosion als die Lehre von den Feinden des metallischen Zustandes bezeichnen, deren Bestreben dahin geht, die unter einem großen Aufwande von Energie und Kosten aus ihren Verbindungen mit anderen Elementen befreiten Metalle wieder in die Fesseln neuer Verbindungen mit anderen Elementen zurückzuführen. Die Metallographie verteidigt deshalb das Reich der Substanzen, für welche sie existiert, gegen den Untergang, indem sie das Korrosionsproblem bearbeitet.

Die wichtige Aufklärung, die uns in letzter Zeit geworden ist, ist nun vor allen Dingen die, daß bei allen diesen Korrosionserscheinungen durch wässerige Flüssigkeiten vor allem elektrolytische Vorgänge mitspielen. Verbinden wir zwei metallische Substanzen leitend miteinander und tauchen sie in eine wässerige Lösung, so setzen sofort elektrochemische Vorgänge ein, die darin bestehen, daß von dem einen metallischen Körper Metallsubstanz abgelöst wird und dafür an dem anderen metallischen Körper in äquivalenter Menge teils ebenfalls wieder Metall, größtenteils aber Wasserstoff entwickelt wird. Alle metallischen Substanzen besitzen in Berührung mit wässerigen Lösungen stets ein gewisses meßbares Bestreben, in denselben in Lösung zu gehen und dieses Bestreben ist bei verschiedenen metallischen Substanzen immer wieder verschieden. Wenn also, wie oben gesagt, zwei metallische Substanzen miteinander verbunden sind, so geht zunächst diejenige in Lösung, die das größere Bestreben dazu oder, wie man sich ausdrückt, die größere elektrolytische Lösungstension hat, während bei dem anderen Metall diese Tension sich nicht äußern kann, so lange es mit dem ersteren Metall in genügender leitender Verbindung steht. Unser wichtigstes Metall, das Eisen, hat eine recht große elektrolytische Lösungstension, Zink eine noch größere, Kupfer, Messing und Bronze eine viel geringere. Wird also ein Eisenstreifen in Verbindung mit einem Zinkstreifen in eine Salzlösung eingetaucht, so geht Zink in Lösung, während am Eisen Zink oder Wasserstoff ausgeschieden werden. Wird dagegen ein Eisenstreifen in Berührung mit einem Kupferstreifen in eine solche Lösung eingetaucht, so geht das Eisen in Lösung, während am Kupfer wenig Eisen und viel Wasserstoff entwickelt werden. Will man deshalb beispielsweise die Korrosion von eisernen Siedekesseln durch das Wasser hemmen, so bringt man das Eisen mit Zink in Kontakt, welches gleichfalls in die Flüssigkeit eintaucht. Dann wird nach und nach dieser Zinkblock korrodiert an Stelle des weit wertvolleren Eisenkessels. Umgekehrt beobachtet man bei Berührung mit edleren Metallen, wie Kupfer, den umgekehrten Prozeß, weshalb man diese höchst unangenehme und verderbliche Erscheinung nach Möglichkeit zu vermeiden trachtet.

Solche Prozesse der geschilderten Art, wie zwischen einander berührenden Metallpaaren, verlaufen nun aber auch an der Oberfläche eines einzelnen Legierungsstückes. Beispielsweise bilden sich in einer innigen Legierung, welche Kupfer und Eisenkrystalle nebeneinander enthält, kleine elektrische sogenannte Lokalelemente aus, indem überall an der Oberfläche die kleinen Eisenpartikel in Lösung gehen und auf den Kupferpartikeln Eisen und Wasserstoff entwickelt werden.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn nun die beiden Metalle der Legierung in allen Verhältnissen Mischkrystalle miteinander bilden, wie beispielsweise Mangan und Eisen, dann können solche Lokalelemente nicht auftreten.

Es ergibt sich deshalb ein sehr wesentlicher Unterschied im Verhalten der homogenen und heterogenen Legierung gegenüber der Korro-

sion. In einem heterogenen Gemisch zweier verschiedener Krystallarten hat stets die eine eine andere Lösungstension als die andere. Die elektrolytischen Korrosionsprozesse werden deshalb um so leichter eingeleitet und verlaufen um so intensiver, je größer die Differenz der Lösungstensionen der beiden Krystallarten ist.

Auch scheinbar reine Metalle enthalten stets irgend welche kleinen Unreinheiten, die Differenzen der Lösungstension an verschiedenen Stellen herbeiführen. Die genauere Erforschung des Problemes hat gezeigt, daß sogar ganz minimale Substanzveränderungen, wie z. B. kleine Verletzungen der Oberfläche, Kratzer, Risse, schwache mechanische Beanspruchung schon genügen, um kleine Differenzen des Lösungsdruckes hervorzurufen und die Korrosion einzuleiten. Eine absolut homogene Metallmasse, die vollständig frei sein würde von irgend welchen kleinen Substanzunterschieden, würde überhaupt nicht korrodieren. Man hat aus den Ergebnissen der Forschungen die beiden wichtigen Grundsätze abgeleitet, daß unter sonst gleichen Umständen stets das homogenste Material die beste Widerstandsfähigkeit gegenüber Korrosion zeigt, und daß man andrerseits metallische Körper durch genügende Berührung mit weniger edlen metallischen Substanzen vor der Korrosion schützten kann.

Der elektrolytische Lösungsdruck ist, wie schon gesagt, eine quantitativ meßbare Größe. Es sind nun zahlreiche Untersuchungen angestellt, welche diesen Wert bei zusammenhängenden Legierungsreihen in Abhängigkeit von der Zusammensetzung derselben bringen. Diese Untersuchungen haben folgendes ergeben:

Bei sukzessiver Veränderung der Zusammensetzungen einzelner homogener fester Lösungen verschiebt sich damit auch gleichmäßig und allmählich die elektrolytische Lösungstension. Die Krystalle werden allmählich edler oder unedler.

Wird dann die Sättigungskonzentration erreicht und tritt eine zweite Krystallart neben der ersten auf, so zeigt dieses Gemisch immer nur die kleinere Lösungstension des unedleren Bestandteils dieses Gemisches, welcher allein in Lösung zu gehen trachtet, während der edlere völlig unangegriffen bleibt. Erst wenn der unedlere Bestandteil mit Veränderung der Gesamtzusammensetzung der Legierung verschwindet, tritt der elektrolytische Lösungsdruck dieses edleren Bestandteils in den Messungen auf. Es erfolgt damit also bei Überschreitung der betreffenden Sättigungskonzentration der edleren Krystallart ein plötzlicher Sprung im Betrage der elektrolytischen Lösungstension.

Die Kurve, welche die elektrolytische Lösungstension binärer Legierungen in Abhängigkeit von ihrer Zusammensetzung darstellt, ist also charakterisiert durch eine Reihe von horizontalen Stücken, welche den einzelnen heterogenen Gebieten der Mischungen zweier Krystallarten entsprechen, ferner durch einen plötzlichen Aufsprung des Wertes an dem einen Ende dieser Horizontalen, wo die Sättigungsgrenze einer edleren Krystallart erreicht wird, und endlich durch eine Reihe von Ästen mit ge-

neigtem a priori nicht näher zu bestimmendem Verlauf, welche den einzelnen homogenen Gebieten der einzelnen festen Lösungen entsprechen. Es liegt auf der Hand, daß man die experimentelle Bestimmung solcher Kurven dazu verwenden kann, aus diesen die Abgrenzungen der einzelnen homogenen und heterogenen Zustandsfelder bei der betreffenden Versuchstemperatur abzuleiten, wie das speziell von holländischen Forschern in sehr sorgfältiger Weise und mit glänzendem Erfolge bei Untersuchungen über die Konstitution bei Amalgamen durchgeführt worden ist.

Eine Einschränkung der Verwertung dieser Methode zur Aufklärung der Konstitution der Legierungen liegt darin, daß dieselbe praktisch immer mit wässerigen Lösungen arbeiten muß und damit die Verwendbarkeit auf Temperaturen unterhalb 100° beschränkt ist.

Wärmeinhalt.

Andere Methoden gestatten in umfassenderer Weise weite Temperaturgebiete in Betracht zu ziehen und damit auch bei solchen Legierungen, die höhere Schmelzpunkte haben, vollständige Zustandsdiagramme zu entwerfen.

Alle diese Methoden, sei es nun, daß es sich darum handelt, auf Grund einer bekannten Konstitution einer gegebenen Legierungsreihe deren Eigenschaften im Zusammenhange in Abhängigkeit von der Zusammensetzung und Temperatur zu bestimmen, oder daß es sich darum handelt, aus den Messungen der Eigenschaften rückschließend Aufklärungen über die Konstitution zu erlangen, arbeiten zweckmäßig mit einer graphischen Darstellung und Behandlung der Probleme und Ergebnisse, und zwar in folgender Weise:

Die Beziehungen zwischen Konzentration, Temperatur und irgend einer gegebenen Eigenschaft lassen sich am besten durch drei Koordinaten im Raume darstellen. Nimmt man die Konzentrationstemperaturebene als Grundfläche, so lassen sich auf dieser Ordinaten errichten, deren Länge man den numerischen Werten irgend einer zu betrachtenden Eigenschaft proportional macht. Die Endpunkte dieser Vertikalen in ihrer Gesamtheit liefern eine Oberfläche des Gebildes von bestimmter charakteristischer Gestalt. Diese Oberfläche wird in eine Reihe von einzelnen Flächenstücken zerfallen. Jedes dieser Stücke muß sich durch eine mathematische Formel ausdrücken lassen, deren Konstanten durch Bestimmung einer genügenden Anzahl von Einzelpunkten dieser Fläche zu ermitteln sind. Die einzelnen Flächenstücke schneiden entweder einander in gewissen Raumkurven oder es finden sich zwischen ihnen vertikale Absturzflächen, wo also eine Verschiebung der Konzentration oder der Temperatur eine momentane, sprunghafte Änderung der betreffenden Eigenschaft verursacht.

In jedem Falle liefert die Projektion der genannten Schnittkurven oder der genannten senkrechten Absturzflächen auf die Temperaturkonzentrationsebene die Phasengrenzen des Konstitutionsdiagrammes, denn jedem einzelnen Zustandsfelde desselben entspricht eine der erwähnten Teilflächen im Raume der in Rede stehenden Eigenschaft.

Eine besonders wichtige Eigenschaft ist nun zunächst der Wärmeinhalt der Legierung. Diese Größe scheint an sich zunächst nur wenig Bedeutung zu haben, aber gerade die Veränderungen des Wärmeinhaltes, die sich mit Veränderungen der Temperatur oder der Zusammensetzung vollziehen, haben eine große Bedeutung in der Metallographie erlangt, weil sie gestatteten, mit verhältnismäßig einfachen experimentellen Mitteln zu arbeiten. Man überläßt die geschmolzene Legierung einfach sich selbst und läßt sie sich allmählich von selbst bis auf Zimmertemperatur abkühlen, wobei man die Temperatur fortgesetzt mit Hilfe eines geeigneten Thermometers dauernd verfolgt. Mit den verschiedenen Umsetzungen innerhalb der Legierung, die sich während der Krystallisation und nach derselben innerhalb des krystallisierten Zustandes vollziehen, sind mehr oder weniger energische Wärmeentwicklungen verbunden, während des Verlaufes der Abkühlung zeigen sich Verzögerungen der Abkühlungsgeschwindigkeit und unter Umständen ein vollkommenes Konstantbleiben der Temperatur während kürzerer oder längerer Zeiträume, und aus der Lage und Intensität dieser Abkühlungsverzögerungen kann man dann auf die Lage und Natur der betreffenden Umsetzungen innerhalb der Legierung schließen. Bei den Erhitzungsversuchen entsprechen den Verzögerungen der Abkühlungskurven ebensolche Verzögerungen der Erhitzungsgeschwindigkeit, weil ein Teil der hinzugeführten Wärme verbraucht wird, um die Reaktionen, die bei der Abkühlung Wärme entwickelten, nun wieder rückläufig zu machen.

Manche Eigenart jedoch ist gerade dieser Eigenschaft des Wärmeinhaltes eigentümlich. Unter diesen ist die wichtigste, daß der gesamte Wert des Wärmeinhaltes eines Körpers uns unbekannt ist. Nach allen Anzeichen ist er ganz ungeheuer groß, im Vergleich zu den Veränderungen des Wärmeinhaltes, welche wir bei seinen chemischen Vorgängen beobachten. Denken wir uns nach dem beschriebenen System der drei Koordinaten im Raume die Oberfläche konstruiert, welche den gesamten Wärmeinhalten entspräche, so ist das Eigentümliche hier also, daß wir die Gesamterhebung dieser Oberfläche über der Nulllage gar nicht kennen. Wir messen und bestimmen lediglich Niveaudifferenzen; den Unterschied des Wärmeinhaltes eines Körpers bei einer beliebigen Temperatur von dem Wärmeinhalt desselben Körpers bei einer anderen Temperatur bezeichnen wir als spezifische Wärme; den Unterschied des Wärmeinhaltes eines Gemenges zweier beliebiger Elemente und dieses selben Gemenges, nachdem es in Reaktion getreten ist, neue Körper sich gebildet haben und ein Gleichgewichtszustand sich eingestellt hat, bezeichnen wir als Verbindungswärme.

Nun aber haben wir innerhalb der Legierungen speziell in vollkommen krystallisiertem Zustande manche Reaktionen, die sich erst im Laufe von Wochen oder Monaten vollziehen. Mit diesen Reaktionen ist dann zwar auch eine allmähliche Änderung des Wärmeinhaltes verbunden, das besprochene Niveau sinkt um ein gewisses Maß, aber wir haben keine Möglichkeit, diese Senkung experimentell festzustellen, da wir ja die gesamte Höhenlage über den Nullwert nicht kennen.

Bei der Messung irgend welcher Eigenschaften der Metallegierungen (wie der Körper überhaupt) müssen wir immer unterscheiden einerseits zwischen vergleichbaren (absoluten) Werten und nicht vergleichbaren und andrerseits zwischen reproduzierbaren und nicht reproduzierbaren. Beispielsweise ist der Widerstand, an einem Draht von unbekannten Dimensionen gemessen, zwar reproduzierbar, das heißt: unter gleichen Umständen zu einer beliebigen Zeit wieder gemessen, muß er denselben Wert ergeben (falls nicht inzwischen Veränderungen mit dem Drahte vor sich gegangen sind), aber nicht vergleichbar mit anderen Messungen, solange die Unkenntnis der Dimensionen des Drahtes die Aufstellung absoluter Werte in einem allgemein vergleichbaren Maße verbietet.

In jedem beliebigen System, so auch in jeder Legierung besteht die Frage, ob sich dasselbe in einem definitiven Gleichgewichtszustande befindet. Jede allmähliche Veränderung des inneren Zustandes wird im allgemeinen eine Änderung der Eigenschaften mit sich führen. Sind diese Eigenschaften Dichte, Widerstand, Thermokraft usw., so kann man die betreffenden Werte zu Beginn und Anfang eines beliebig ausgedehnten Temperaturintervalls messen, die Resultate vergleichen und daraus erkennen, daß langsame Veränderungen noch vor sich gehen oder aber zum Stillstand gekommen sind. Bei der thermischen Analyse ist dies nicht möglich.

Hierin liegt trotz der großen Erfolge, die die Bestimmungen des Wärmeinhaltes als sogenannte thermische Analyse gehabt haben, eine wesentliche Einschränkung dieser Messungen in ihrem Werte zur Aufklärung der Konstitution. An sich ist die Eigenschaft des Wärmeinhaltes in theoretischem Sinne als Erscheinung in sich noch wenig ausgebeutet worden, und die praktische Bedeutung ist nur gering.

Dichte.

Im Gegensatz zum Wärmeinhalt gestattet, wie schon gesagt, die Dichte oder das spezifische Gewicht eine Anwendung zu quantitativen und reproduzierbaren Messungen. An sich ist die Dichte keine sonderlich interessante Eigenschaft der Legierungen. Die Dichten der neuen Krystallarten, die wir durch Vereinigung elementarer Metalle erzeugen können, unterscheiden sich im allgemeinen nur wenig von den Dichtebeträgen, die man nach der Mischungsregel a priori erwarten sollte. Nur in einzelnen Fällen, wo eine der Komponenten energisch metallischen oder andrerseits einen schon fast metalloidischen Charakter trägt und sich bei der Ausbidung neuer Krystallarten intensivere Affinitäten äußern, bemerken wir etwas größere Dichteveränderungen.

In keinem Falle haben wir Überraschungen erlebt und können wir solche von der Zukunft erwarten. Es scheint beispielsweise ausgeschlossen, irgend welche Legierungen von besonderer Leichtigkeit aus schweren Metallen zu erzeugen oder andrerseits eine Legierung von abnormer Schwere aus unseren vorhandenen Metallen zu erzeugen.

Mehr Interesse verdient die Veränderung der Dichte mit der Temperatur. Ihr Studium bezeichnen wir als Dilatometrie. Ähnlich wie die Verfolgung des Wärmeinhaltes in Abhängigkeit von der Temperatur thermische Effekte zeitigt, so findet man bei der Verfolgung der Dichte in Abhängigkeit von der Temperatur „dilatometrische Effekte", die in derselben Weise wie die thermischen auf das Vorhandensein und die Lagenanordnung der Phasengrenzen im Zustandsdiagramm hinweisen. Nur hat man hier den Vorteil, daß ganz allmählich sich vollziehende Umsetzungen durch allmähliche Veränderungen der Dichte sich erkennen lassen.

In theoretischem Sinne ist auch die Eigenschaft der Dichte noch ebensowenig verwertet, wie die Eigenschaft des Wärmeinhaltes, aber für viele praktische Fragen haben dilatometrische Erscheinungen Bedeutung gewonnen. Es sei nur erinnert an die starken Volumänderungen, die mit der Ausscheidung von Graphit in Stahl und mit dem Übergang von gehärteten in angelassenen Stahl verbunden sind und die zu sehr beachtenswerten inneren Spannungen und dergleichen führen können.

Elektrische Leitfähigkeit.

Eine weitaus kompliziertere und auch interessantere Gestalt zeigen die Kurven, welche die Abhängigkeit des elektrischen Leitungswiderstandes oder des reziproken Wertes: der elektrischen Leitfähigkeit in Abhängigkeit von der Zusammensetzung der Legierung und von der Temperatur zeigen. Diese Abhängigkeiten sind gesetzmäßig erst in den letzten Jahren aufgeklärt worden. Die wichtigsten Grundsätze lauten etwa folgendermaßen:

1. Nimmt ein beliebiges Ausgangsmetall andere zugesetzte Elemente in fester Lösung auf, so erfolgt damit ein ständiges gleichmäßiges Anwachsen des Widerstandes resp. eine Erniedrigung der Leitfähigkeit. Die letztere sinkt im allgemeinen bei Zusatz von wenigen Prozenten des anderen Elementes schon auf Beträge, die zwischen $^1/_2$ und $^1/_{100}$ der Leitfähigkeit des reinen Ausgangsmetalles schwanken. Da nun, wie gesagt, bei Zusatz weiterer Elemente zu einem Ausgangsmetall unter allen Umständen die ersten Mengen (eventuell allerdings nur bis zu einem sehr geringen Betrage) in feste Lösung eintreten, so bedeutet unter allen Umständen ein Gehalt von Verunreinigungen in einem Metall stets eine Erniedrigung der Leitfähigkeit.

Elemente von mehr metalloidem Charakter pflegen im allgemeinen am wenigsten löslich in den Krystallen der Ausgangsmetalle zu sein, aber die spezifische Leitfähigkeitserniedrigung, die sie unter gleichen Zusätzen hervorrufen, ist auch bei diesen Elementen am größten, so daß doch auch in diesen Fällen im Moment, wo die Sättigungsgrenze erreicht ist, die Leitfähigkeit des Ausgangsmetalles schon auf einen kleinen Bruchteil gesunken ist.

Schon in einem früheren Teile dieser Arbeit, vgl. S. 25, war davon gesprochen worden, daß alle Elemente der zentralen Gruppe des periodi-

schen Systems, zu welcher auch unsere guten Leiter, Kupfer, Silber, Gold, und unsere wichtigen Leiter, Eisen und Nickel, gehören, fast alle anderen zugesetzten Elemente bis zu mehr oder weniger hohen, aber stets merklichen Gehalten in fester Lösung aufnehmen; daraus folgt, daß die Legierungen all dieser Metalle eine ganz erheblich schlechtere Leitfähigkeit haben, als diese reinen Metalle selbst.

2. Für die neu entstehenden intermediären Krystallarten oder mit anderen Worten intermediären festen Lösungen verlaufen die Leitfähigkeitswerte nach etwas komplizierteren Gesetzen. Die Kurven, welche für die Gebiete dieser festen Lösungen die Leitfähigkeit in Abhängigkeit von der Konzentration darstellen, können verschiedene Gestalt haben, je nach den Molekularzuständen innerhalb dieser festen Lösungen. Existieren gewisse Moleküle undissoziiert in vorwiegendem Maße, so daß sie bei gewissen Konzentrationen fast allein vorherrschend vorhanden sind, so hebt sich bei diesen Konzentrationen die Leitfähigkeit zu maximalen Werten geradeso, wie sie sich bei der Annäherung an die reinen Metalle hebt, und es entsteht dann auf der Leitfähigkeitskurve der betreffenden intermediären festen Lösung eine Spitze oder wenigstens eine Kuppe.

Als allgemeines Gesetz hat sich ergeben, daß diese Kurven der intermediären festen Lösungen immer bei ziemlich geringen Höhen bleiben, so daß selbst die eventuell vorhandenen Spitzen keine sehr hohen Leitfähigkeitswerte erreichen. Die Leitfähigkeiten der neuen intermediären Krystallarten bleiben damit unter allen Umständen weit hinter denjenigen Werten zurück, die man nach der Mischungsregel entsprechend den Leitfähigkeitswerten der Ausgangsmetalle erwarten sollte.

3. Endlich kommen noch die heterogenen Gebiete in Frage, in welchen wir einfache Gemische zweier aneinander abgesättigter Krystallarten vor uns haben. In diesen Gebieten verlaufen die Leitfähigkeitswerte ungefähr auf einer geraden Linie, welche die Leitfähigkeiten der beiden gesättigten festen Lösungen miteinander verbindet.

Aus der Gesamtheit dieser Gesetze ergibt sich, daß wir keine Hoffnung haben, weder neue Krystallarten mit höherer Leitfähigkeit herzustellen, noch durch Zusatz anderer Elemente, die von einem gegebenen Ausgangsmetall in fester Lösung aufgenommen werden, Legierungen mit guter Leitfähigkeit zu erhalten. Hier sind also der Erfindertätigkeit von vornherein ganz bestimmte Schranken gesetzt.

Die Abhängigkeit des Widerstandes oder der Leitfähigkeit von der Temperatur, der sogenannte Temperaturkoeffizient, hat sich in letzter Zeit zu einer sehr bedeutsamen Größe entwickelt. Er zeigt gewisse gesetzmäßige Abhängigkeiten von der Leitfähigkeit selbst. Er nimmt ab, wo diese abnimmt, und ebenso wie man mit Bedauern konstatieren muß, daß die Leitfähigkeit der Legierungen im allgemeinen ungünstige Werte hat, so nützlich ist für andere Zwecke die Erkenntnis, daß der Temperaturkoeffizient sehr häufig geringe Werte hat, denn für sehr viele Zwecke ist es höchst wünschenswert, wenn die Leitfähigkeit eines Materials sich mit der Tem-

peratur möglichst wenig verändert. An derartigen Substanzen bietet die Metallographie eine außerordentliche Auswahl.

Das Hand-in-Handgehen der Leitfähigkeit mit ihrem Temperaturkoeffizienten hat auch für die theoretische Metallographie große Wichtigkeit. Da viele Metalle und Legierungen zu spröde sind, um sie in Form von gezogenen Drähten oder von gegossenen langen dünnen Stäben mit genau bestimmtem Durchmesser, Querschnitt und Länge zu bringen, so hat man hier große Schwierigkeiten, die Werte der elektrischen Leitfähigkeit in absolutem Maß zu bestimmen. Die prozentische Veränderung der Leitfähigkeit mit der Temperatur, mit anderen Worten der Temperaturkoeffizient läßt sich aber auch in diesen Fällen leicht bestimmen und man hat dann die Möglichkeit, einerseits aus dem Betrage dieses Temperaturkoeffizienten auf den Betrag der Leitfähigkeit selbst zu schließen und andrerseits aus der Veränderung des Temperaturkoeffizienten mit der Zusammensetzung der Legierungen ebenso wie aus der Veränderung der Leitfähigkeit selbst mit der Zusammensetzung, speziell bei der Darstellung dieser Abhängigkeit in Form einer Kurve aus den Knicken und aus den geradlinigen und gekrümmten Teilen dieser Kurve Rückschlüsse auf den inneren Aufbau der Legierung zu ziehen. Es hat sich hieraus eine sehr wertvolle Methode entwickelt, durch Leitfähigkeitsmessungen die Konstitution der Legierungen aufzuklären.

Wärmeleitfähigkeit.

Eine mit der Leitfähigkeit nahe verwandte Größe ist die Wärmeleitfähigkeit. Nach einem schon vor langen Jahren durch *Wiedemann* und *Franz* gegebenen Gesetz sind beide Leitfähigkeiten ihrem Betrage nach derart miteinander verbunden, daß sie ziemlich Hand in Hand gehen. Fällt die eine, so fällt auch im selben Verhältnis die andere. Innerhalb der heterogenen Mischungen zweier verschiedener Krystallarten gilt diese Proportionalität vollkommen im Gebiet der festen Lösungen, allerdings nur mit gewissen Abweichungen. Allgemein aber haben die Kurven der Wärmeleitfähigkeit dieselbe charakteristische Gestalt wie die der elektrischen Leitfähigkeit. Leider verhindern die ziemlich hohen experimentellen Schwierigkeiten der Wärmeleitfähigkeitsbestimmungen die Verwendung dieser zur Aufklärung der Konstitution in derselben Weise wie der Widerstandsbestimmungen.

Thermokraft.

Mit beiden Leitfähigkeiten durch allerhand innere Beziehungen verbunden ist die Größe des „Thermopotentials“, das heißt der elektromotorischen Kraft, die zwischen zwei Berührungsstellen der zu untersuchenden Legierungsprobe mit irgend einem anderen Metall bei ungleicher Temperatur dieser Stellen hervorgerufen wird. Die Gesetze, welche die Werte dieser Thermokraft mit der Konstitution der Legierungen verbinden, sind außerordentlich kompliziert und nur in allgemeinen Umrissen klargestellt. Macht man

zu einem reinen Ausgangsmetall sukzessive Zusätze eines anderen Elementes, welche von diesem in fester Lösung aufgenommen werden, so kann die Thermokraft in derselben Weise wie die elektrische Leitfähigkeit fallen, sie kann aber auch ebenso steigen, und sie kann endlich auch ziemlich unverändert bleiben. Einen Anhalt, der uns gestatten könnte, vorauszusagen, welche von diesen drei Erscheinungen in einem Falle eintreten würde, besitzen wir noch nicht. In den heterogenen Gemischen zweier verschiedener Krystallarten verändert sich die Thermokraft in Abhängigkeit von der Zusammensetzung auf einer geraden Linie ebenso wie die Leitfähigkeit.

Magnetische Eigenschaften.

Eine besonders eingehend studierte Eigenschaft ist ferner auch die Magnetisierbarkeit. Diese ist immer eine Eigenschaft gewisser einzelner Krystallarten, jedenfalls solange es sich um den sogenannten Ferromagnetismus handelt, welcher allein eine allgemeine und praktische Bedeutung besitzt.

Die Anzahl der uns bekannten ferromagnetischen Krystallarten ist nicht sehr groß. In erster Linie sind es die bei tieferen Temperaturen beständigen sogenannten Modifikationen der drei Metalle Eisen, Kobalt und Nickel, deren Existenzbereich bzw. bis 760°, 350° und 1100° reicht. Ebenso sind natürlich auch die festen Lösungen anderer Elemente in diesen drei Krystallarten magnetisierbar. Mit wachsendem Zusatz steigt die Magnetisierbarkeit zunächst vielleicht sogar an und fällt dann weiterhin ab, um in manchen Fällen schließlich ganz zu verschwinden.

Als intermediäre Krystallarten mit ferromagnetischen Eigenschaften kommen zunächst gewisse Verbindungen des Eisens, Kobalts und Nickels mit anderen Elementen in Frage, so z. B. gewisse Oxyde, Phosphide, Antimonide usw., und wenn mehrere der Art in einer einzigen Metall-Metalloid-Kombinationsreihe existieren, so ist es meist diejenige, die am meisten Metall enthält, welche allein noch Ferromagnetismus zeigt. Merkwürdigerweise reicht das Existenzgebiet dieser ferromagnetischen Krystallarten ebenso wie bei Eisen, Kobalt und Nickel nicht über eine gewisse Temperatur hinaus, und die Krystalle wandeln sich in andere unmagnetisierbare Krystalle um, noch ehe sie den Schmelzpunkt erreichen.

Zu den Verbindungen der drei magnetischen Metalle gesellen sich nun nach einer Erfindung von *Häusler* auch Verbindungen des verwandten Elementes Mangan, welche ebenfalls ferromagnetische Eigenschaften haben. Die theoretische Begründung dieser sehr interessanten Erscheinung ist noch nicht gegeben worden.

Optik und Elektronik.

Was die Optik der Metallegierungen, d. h. die Gesetze ihres Lichtreflexionsvermögens und dergleichen anbetrifft, so befinden wir uns gegenwärtig erst in den ersten Anfängen dieser Entwicklung. Nur derjenige Teil dieser optischen Erscheinungen, der sich dem Auge ohne weiteres

dokumentiert, nämlich die Farbe der Legierungen, hat naturgemäß schon umfangreichere Beachtung erfahren. Wie es bekanntlich ein rotes Metall, das Kupfer, und ein gelbes Metall, das Gold, gibt, so besitzen wir auch unter den intermediären Krystallarten neben einer großen Hauptmasse von silberweiß bis bleigrau gefärbten Arten eine kleine Anzahl anderer, welche andere Färbungen zeigen. Die festen Lösungen, die entstehen, wenn Kupfer andere Elemente in fester Lösung aufnimmt, verändern ihre Farbe mehr oder weniger von Rot nach Gelb, um dann ebenfalls die allgemeine silbergraue Farbe anzunehmen. Das Verblassen der Kupferfarbe erfolgt in allen Fällen sehr rasch, wie ja beispielsweise eine Legierung von Kupfer mit 25% Nickel (unsere sogenannten Nickelmünzen) schon vollkommen grau ist. Bildet das Kupfer mit anderen Elementen intermediäre Krystallarten, so ist die kupferreichste von diesen vielfach goldfarbig. Auch andere Färbungen zeigen sich in erster Linie gerade bei intermediären Krystallarten, bei denen Kupfer die eine Komponente ist; wir finden hier auch grüne, blaue, rosa und lila Färbungen, von denen die letzteren besonders bei einem Kupferantimonid sehr charakteristisch ausgeprägt ist.

Alle diese Eigenschaften, die elektrische und Wärmeleitfähigkeit, die Thermokraft und der Magnetismus nebst den optischen Eigenschaften, stehen in enger wechselseitiger Beziehung zueinander. Die in jüngster Zeit herangewachsene „Elektronen-Theorie“, die eine Wissenschaft für sich bildet, führt alle die Erscheinungen zurück auf die Gesetze der Bewegungen der Elektronen, die in mancher Beziehung für den metallischen Zustand das bedeuten, was die Ionen für die wässerigen Lösungen sind. Die Theorie steht eben in dem Stadium ihrer Entwicklung, daß sie nach Möglichkeit für die reinen Metalle selbst eine Bewältigung der großen Fülle von Tatsachen und deren Zusammenfassung zu einheitlichen Gesetzen oder jedenfalls ihre rechnerische Zurückführung auf die gleichen Prinzipien versucht. Für eine Ausdehnung auf das Verhalten der Legierungen selbst scheint die junge Theorie im allgemeinen noch nicht herangereift zu sein.

Die mechanischen Eigenschaften.

Schließlich bleiben noch die mechanischen Eigenschaften der Legierungen, zu denen auch die akustischen gehören. Eine spezielle Akustik der Legierungen ist noch in den ersten Anfängen der Entwicklung, man weiß bisher kaum mehr als gelegentliche Beobachtungen der Praxis über mehr oder weniger schönen Klang bei gewissen Legierungen.

Um so mehr Interesse und eifrige Erforschung haben die sonstigen mechanischen Eigenschaften gefunden. Hier hat das lebhafte Interesse der Technik den Eifer der Forschung befördert. Es handelt sich um Eigenschaften wie die Härte, die elastischen und Festigkeitseigenschaften, deren Äußerungen gegenüber den verschiedensten statischen und dynamischen Beanspruchungen wie gegen Zug, Druck, Torsion und dergleichen. In den letzten Jahren hat sich eine große Menge der verschiedenartigsten Prüfungsmethoden entwickelt, und es wird auch eifrig an der genaueren theore-

tischen Präzisierung und Verknüpfung der einzelnen Begriffe gearbeitet. Alle diese Fragen bilden ein Gebiet für sich, und zwar das der mechanischen Technologie.

Es sei hier nur auf zwei Punkte von umfassenderem Interesse hingewiesen. Der eine besteht in dem großen Einfluß, den die Korngröße auf alle diese Eigenschaften hat. Man kann niemals von einer Legierung sagen, sie habe diese oder jene Zugfestigkeit, sondern zur Definition der Legierung gehört in diesem Falle stets auch mit die Angabe, in welchem Zustande der Korngröße sich die Legierung bei der Messung befunden hat. Je größer das Korn, desto geringer die Festigkeit. Das ist eine vielfach sehr unangenehme Erscheinung, da ja, wie schon vorher ausgeführt wurde, bei höherer Temperatur das Korn stets unaufhaltsam anwächst und Gegenstände, die, wie z. B. Metallteile in Flammenöfen, dauernd hoher Temperatur ausgesetzt sind, mit der Zeit in diesen grobkörnigen, spröderen Zustand übergehen müssen. Bei der thermischen Behandlung, dem Tempern und Ausglühen von metallischen Substanzen muß deshalb stets beachtet werden, daß die Erhitzungszeit und Erhitzungsdauer nicht unnötig erhöht werden; Material, dessen mechanische Eigenschaften aus solchem Grunde erheblich verschlechtert sind, bezeichnet man als verbrannt. Umgekehrt hat das Material mit dem allerfeinsten Korne die besten mechanischen Eigenschaften und vor allen Dingen die größte Festigkeit.

Der Unterschied im Zustande zweier gleicher Materialien von sonst gleichem inneren Aufbau und nur verschiedener Korngröße läßt sich ausdrücken durch das Verhältnis der Gesamtsumme der Oberflächen der einzelnen Krystallkörner zu ihrer Masse oder mit anderen Worten durch das Verhältnis der Summe der Berührungsflächen zwischen den Krystallen zu ihrem Innenraume. Wenn also mit der Zunahme der Krystallberührungsflächen zum Innenkörper eine Erhöhung der Festigkeit usw. verbunden ist, so liegt es sehr nahe, diesen Berührungsflächen eine größere Festigkeit als dem Krystallkörper selbst zuzuschreiben. Dies ist in der Tat eine Erscheinung, die sich durch zahlreiche Beobachtungen in der Praxis und im Laboratorium bestätigt findet. Denn man beobachtet, daß der Bruch solcher Metallmassen leichter durch die Krystalle selbst als durch ihre Berührungsgrenzen erfolgt.

Ein zweiter Punkt von allgemeinem Interesse ist folgender: Legierungen mit guten mechanischen Qualitäten finden wir im allgemeinen überall da, wo ein gegebenes Ausgangselement andere Elemente in fester Lösung aufgenommen hat. Mit dieser Aufnahme verbunden ist eine Steigerung der Härte, während die anderen Eigenschaften teils ein wenig verschlechtert, teils erheblich gebessert werden, so daß im allgemeinen als Gesamtbild wesentliche Materialverbesserungen erzielt werden. Dies ist ein Grund dafür, weshalb Legierungen so viel mehr in allgemeiner Benutzung sind als reine Metalle.

Die intermediären Krystallarten hingegen sind, wie schon zuvor gesagt wurde, fast durchweg von ganz erheblicher Sprödigkeit und kommen

deshalb für alle Zwecke nicht in Frage, wo die Legierung mechanische Widerstandsfähigkeit haben soll. In gewissem Sinne eine Ausnahme bilden die Lagermetalle, deren allgemeines Kennzeichen das ist, daß derartige harte Krystalle, welche auch mehr oder weniger spröde sein dürfen, in einer weichen, elastischen, homogenen oder heterogenen Krystallgrundmasse eingebettet sind. Diese Art von Legierungen verbindet mit gewissen federnden Eigenschaften zugleich den nötigen Widerstand gegen das Abschleifen, was beides für Lagermetalle und dergleichen von grundlegender Wichtigkeit sind.

Die heterogenen Gemische zweier intermediärer Krystallarten sind natürlich in ihrer Anwendbarkeit denselben Einschränkungen unterworfen wie die intermediären Krystallarten selbst, und die Gemenge zwischen intermediären und elementaren Krystallarten um so mehr, je größer der Gehalt an einer intermediären Krystallart ist. Bei wachsendem Zusatz eines zweiten Elementes zu einem Ausgangsmetall macht sich das Überschreiten der Sättigungsgrenze der festen Lösungen in diesem Ausgangsmetall im allgemeinen sofort durch einen Umschlag im Verhalten der mechanischen Eigenschaften bemerkbar.

Eine sehr wichtige Ausnahme bilden nun solche heterogenen Gemische, die durch Aufspaltung einer homogenen Krystallart mit der Abkühlung in zwei verschiedene andere Krystallarten entstehen. Diese heterogenen Gemische sind in ihrem Aufbau den eutektischen Gemischen ganz ähnlich, nur außerordentlich viel feiner, weil die Beweglichkeit bei der Aufspaltung der Krystallart in zwei Bestandteile viel geringer ist, als bei der Aufspaltung einer Schmelze in solche. Diese sehr feinen innigen Gemenge haben nun häufig ganz außerordentlich gute mechanische Eigenschaften und gerade unsere wichtigsten Legierungen, Stahl und Messing, enthalten in wechselnden Mengen diese heterogenen Gemische.

Theorie und Praxis.

Es konnte naturgemäß nicht der Zweck dieser knappen Ausführung sein, eine vollständige Einführung in das so weit verzweigte Gebiet der Metallographie zu geben, aber das Gesagte wird hoffentlich genügen, immerhin den Leser darüber zu unterrichten, was die Metallographie will, mit welchen Problemen sie sich beschäftigt und nach welchen Prinzipien und Methoden sie arbeitet.

Die Eigenschaften der metallischen Substanzen sind ja so mannigfaltig und die von der Technik gestellten Ansprüche so vielseitig, daß man schon seit Jahrtausenden mit den Hilfsmitteln der Empirie Verbesserungen erstrebt und seit einem Jahrhundert mit Hilfe theoretischer Spekulation versucht hat, Licht in die allgemeine Dunkelheit zu bringen. Man hat auch Beispiele von einer früher sehr fortgeschrittenen empirischen Fertigkeit, die wir heutzutage immer noch nicht wiedererlangen können. Es sei nur erinnert an die unvergleichlichen Damaszenerklingen, deren Reproduktion uns trotz aller modernen Hilfsmittel noch immer nicht ge-

lungen ist. Aber alles in allem genommen war erst die systematische Inangriffnahme aller vorliegenden Probleme durch die moderne wissenschaftliche Metallographie das einzige Mittel, den bisher so langsamen Fortschritt zu beflügeln. Gegenüber der ungeheuren Mannigfaltigkeit der Eigenschaften muß der suchende Experimentator, der zu irgend einem Zwecke ein Metall von einer gegebenen Eigenschaft braucht, sich zunächst vollkommen führerlos und hilflos erscheinen. Die Lage ist etwa die eines Goldgräbers, der in einem unbekannten, weit ausgedehnten Lande mit dem Spaten in der Hand blindlings nach Gold zu graben beginnen wollte. Der rationelle Sucher wird seine Überlegungen von weiteren Gesichtspunkten beginnen, die geologischen Verhältnisse des Landes zu Rate ziehen, um dann schließlich zielbewußt seine Goldgräberei an dem Punkte zu beginnen, wo überhaupt Aussicht auf Erfolg sein kann. So sehen wir auch die moderne Metallographie heute in zielbewußter Weise und mit einem Minimum von Energieaufwand Probleme lösen, um die sich früher die im Dunkeln tastende Empirie oft jahrhundertelang bemühen mußte.

Zu bewundern ist auf der anderen Seite, wie oft eben diese tastende Empirie nach unendlichen Mühen schließlich den denkbar besten Weg herausgefühlt hat und dann erst die heutige Metallographie die Erklärung dafür schafft, warum gerade dieser und nur dieser Weg der einzig richtige ist. Gerade von dem engen Hand-in-Hand-Gehen zwischen Theorie und Praxis erwartet die junge Wissenschaft ihre größten Erfolge für die Zukunft.

Unser Wissen über die ältesten Tetrapoden.

Von **F. Broili**, München.[1])

Das Vorkommen von Landpflanzen, die bereits aus dem Untersilur Nordamerikas genannt werden und aus dem Obersilur des Kellerwaldes des Harzes und der Dillgegend bekannt sind, ließe in diesen Ablagerungen, da Landpflanzen an Absätze des Festlandes gebunden sind, auch das Vorkommen von Tetrapoden erwarten. Allein weder diese Sedimente noch die darauffolgenden Schichtreihen des Devon, wo namentlich in den so mächtigen Sandsteinbildungen des „Old red Sandstone" der Nordhemisphäre — in welchen, wenn auch selten, doch immerhin Landpflanzen auftreten — günstige Bedingungen gegeben wären, haben uns bis jetzt irgendwelche Reste von Vierfüßlern geliefert.

Nun beschreibt *M. Lohest*[2]) aus dem Oberdevon Belgiens einige fragmentarische Stücke, die er mit Branchiosaurus vergleicht, allein nach der gegebenen Abbildung stimmen die Wirbel durchaus nicht mit den Wirbeln der Phyllospondylen überein, sondern es scheint sich hier um amphicoele Wirbelkörper zu handeln, die möglicherweise von einem Fische herrühren; die übrigen Skelettreste sind, soweit sich dies aus der Abbildung beurteilen läßt, zu fragmentär, um ein entscheidendes Urteil darüber abzugeben; jedenfalls handelt es sich aber in dem vorliegenden Falle um recht problematische Überreste.

Dagegen ist aus dem jüngeren Oberdevon: der Chemung-Gruppe der Vereinigten Staaten, uns durch *O. C. Marsh*[3]) der erste unzweifelhafte Nachweis von landbewohnenden Vertebraten gegeben worden. Es handelt sich hier allerdings nicht um irgendwelche Skeletteile, sondern um Fährtenplatten, die in der Stadt Pleasant, südlich des Alleghenyflusses (Warren Co., Pennsylvania), von Dr. *Chas. Beecher* entdeckt wurden. Vergesellschaftet

---

[1]) Ausführliche Literatur in: *Zittel*, Grundzüge der Paläontologie. Vertebrata. Amphibia et Reptilia, bearbeitet von *F. Broili*, München 1911.

[2]) *M. Lohest*, Découverte du plus ancien amphibien connu et de quelques fossiles remarquables dans le Fammenien supérieur de Modave. Note Préliminaire. Annal. de la Soc. géol. de Belgique, 15, 1887/1888; Bull. S., CXX.

[3]) *O. C. Marsh*, Amphibian footprints from the Devonian. Amer. Journ. of Science, Vol. 2, 1896.

mit diesen Spuren fanden sich Wellenfurchen, Trockenrisse und Eindrücke von Regentropfen — alles Merkmale, die auf Ufer- oder Strandablagerungen hindeuten, außerdem fehlten auch nicht pflanzliche Überreste. Diese Spuren, von *Marsh* „Thinopus antiquus“ genannt (Fig. 14), lassen deutliche Fußabdrücke erkennen, die genaue Zahl der Zehen läßt sich leider nicht feststellen, immerhin kann man mindestens drei Zehen nebst Teilen des Ballens wohl beobachten.

Wenn wir nun die betreffende Fährte messen — das Münchener Museum besitzt dank der großen Liberalität Herrn Prof. *Ch. Schucherts* in Jale einen Abguß des Originals von *Marsh* —, so ergibt sich als größte Länge für die eine Zehe nebst den anschließenden Teilen des Ballens 90 *mm*. Es muß also ein ziemlich großes Tier gewesen sein, von dem diese Fährte herstammt, und dasselbe dürfte schätzungsweise auf Grund von Vergleichen mit Stegocephalen eine Gesamtlänge von 60—70 *cm* erreicht haben. Das ist eine sehr auffallende Tatsache, denn unter all den Vierfüßlern, die uns als erste Luftatmer in der auf das Devon folgenden Carbonperiode aus den weit verbreiteten Steinkohlenwäldern und Sümpfen Nordamerikas entgegengetreten, sind uns fast keine so stattlich erhaltenen Formen bekannt geworden — es handelt sich allermeist um kleine, salamanderähnliche Tiere, die in ihren Dimensionen den schätzungsweisen Größeverhältnissen von Thinopus weit nachstehen, einzig allein der große Eosaurus aus dem oberen Carbon Neuschottlands scheint Thinopus an Größe zu übertreffen.

Fig. 14.



Thinopus antiquus *Marsh*. Chemung Formation (Oberdevon), Warren Co., Pennsylvania. Nach einem von Herrn Prof. *Schuchert* gütigst überlassenen Abguß der Originalplatte von *Marsh*. Ca. 4/5 natürl. Größe.

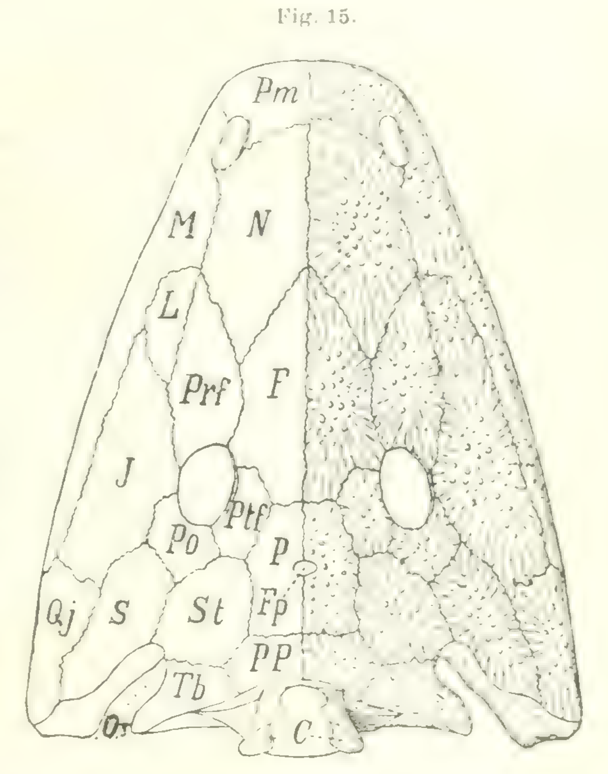
Von Interesse ist es ferner, daß die ältesten Reste von Tetrapoden aus Europa, die in dem unteren Carbon, dem Eisenstein von Gilmerton (Edinburgh, Schottland) gefunden sind, gleichfalls auf recht ansehnliche Tiere schließen lassen; dieses Interesse wird aber noch vermehrt, wenn wir feststellen, daß diese alten schottischen Vierfüßler ebenso wie auch Eosaurus von Nordamerika amphicoele Wirbelkörper besessen haben — also, wie wir später sehen werden, zu den nach unseren Anschauungen höchst organisierten Vertretern der Stegocephalen gehören.

Ohne endgültig entscheiden zu können, welcher Tetrapodenordnung Thinopus angehören mag, da sich bei der mangelhaften Erhaltung nur drei Zehen konstatieren lassen, läßt sich aber aus den vorhergehenden Angaben als wichtigste Tatsache einesteils für das Oberdevon das Vorkommen von Vierfüßlern von relativ ansehnlicher Körpergröße, andernteils das Auftreten großer, hochentwickelter Stegocephalen im Untercarbon feststellen. Es dürfte also der Schluß wohl gerechtfertigt sein, daß die Tetrapoden ein beträchtlich höheres Alter besitzen, als wir auf Grund der bisherigen Funde annehmen, und es ist zu erwarten, daß dereinst Funde aus den terrigenen Schichten des Devon und vielleicht auch des Silur diese Vermutung rechtfertigen.

Wie wir also gesehen haben, begegnen uns im Carbon von Europa und Nordamerika allenthalben Reste von luftatmenden Wirbeltieren und diesen ähnliche Formen treffen wir dann in allen Weltteilen durch die ganze Permformation bis in die oberste Trias.

Eine Reihe gemeinsamer Merkmale und Eigenschaften läßt nun diese alten Tetrapoden als Angehörige einer großen Gruppe von Vertebraten erscheinen, deren Organisation zunächst wir nun im folgenden einer Betrachtung unterwerfen wollen.

Fig. 15.



Capitosaurus nasatus *H. v. Meyer*. Verkleinert. Buntsandstein Bernburg.
O = Augen, *Os* = Ohrenschlitze, *PP* = Postparietale. *Tb* = Tabulare, *P* = Parietale. *F* = Frontale, *N* = Nasale, *Pm* = Prämaxillare, *Mx* = Maxillare, *L* = Lacrimale, *Prf* = Präfrontale, *Ptf* = Postfrontale, *Po* = Postorbitale, *J* = Jugale, *St* = Supratemporale, *S* = Squamosum, *Qj* = Quadratojugale, *C* = Condyli occipitales. *Fp* = Foramen parietale.

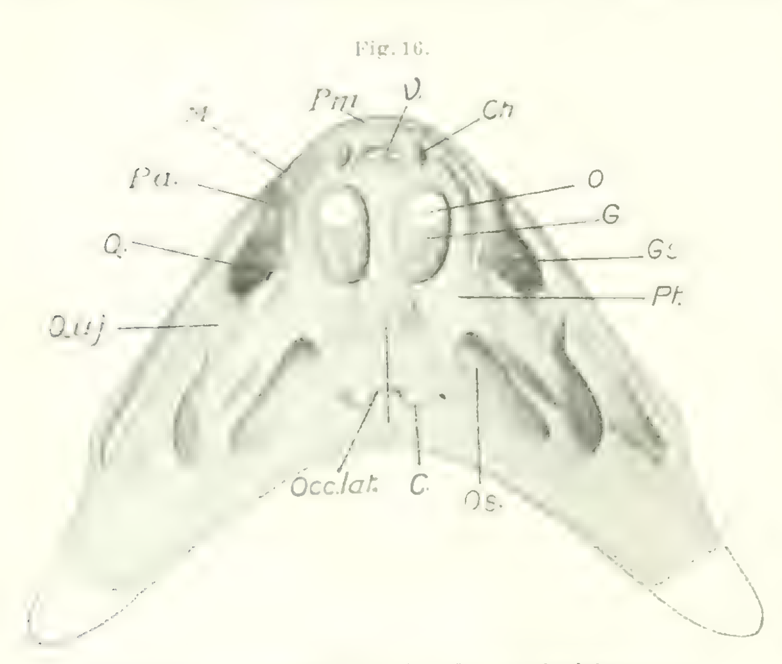
Der meist dreiseitige Schädel (Fig. 15) der **Stegocephalen**[1]) — diesen Namen haben nämlich jene alten Vierfüßler erhalten — ist im allgemeinen flach und nieder gebaut, ähnelt also hierin dem der rezenten Amphibien, im übrigen bildet er — im Gegensatz zu den letzteren — ein einheitlich geschlossenes, von Deckknochen gebildetes Dach. Nur selten sind diese Deckknochen glatt oder unskulptiert, in der Regel zeigen sie, die überdies häufig eine schmelzartig glänzende Oberfläche (Osteodentin) aufweisen, eine von den Verknöcherungszentren ausgehende radiale Streifung, welche bei größeren Formen sich zu wulstartigen Erhöhungen verdicken kann. Im letzteren Falle verwischen nicht selten, namentlich bei älteren Individuen, die gegenseitigen Knochennähte, die wulstartigen

[1]) στέγος (stegos) Dach, κέφαλος (kephalos) Kopf.

Erhöhungen gehen an den ursprünglichen Grenzlinien ineinander über und rufen auf diese Weise eine allgemeine höckerige, rauhe Beschaffenheit der Schädeloberfläche hervor, die von den Amerikanern treffend mit Honigwaben verglichen wird.

Auf diesem geschlossenen Schädeldach wird außer den Nasen- und Augenöffnungen fast stets median in der hinteren Schädelhälfte ein weiterer Durchbruch beobachtet, der nach seiner Lage innerhalb der Scheitelbeine (Parietalia) Foramen parietale genannt wird. Diese oft recht ansehnliche Öffnung, welche den lebenden Amphibien fehlt, hingegen bei einer Reihe von Reptilien auftritt, hat ihre Lage über einer birnförmigen Ausstülpung des Mittelhirns — der sogenannten Zirbeldrüse — der Epiphyse. Die Untersuchungen über die Bedeutung dieses Organs sind noch nicht zu einem definitiven Abschluß gelangt, immerhin dürfte die Anschauung, die dem „Parietalauge" eine Lichtvermittlung zuschreibt, den meisten Anspruch auf Gültigkeit besitzen.

Fig. 16.



Diplocaulus magnicornis *Cope*. Schädelunterseite. (Nach *Broili*.)
O. = Augenöffnungen, *Ch.* = Choanen, *V.* = Vomerregion, *Pa.* = Palatinregion. *M.* = Maxillarregion. *Pm.* = Prämaxillare. *Qu.j.* = Quadratojugale. *P.* = Parasphenoid, *Pt.* = Pterygoid. *Occ. lat.* Occipitalia lateralia, *G.* = Gaumengruben, *Gs.* = Gaumenschlafengruben, *Os.* = Ohrenschlitzgruben (geschlossen). Perm. Seymour, Baylor Co., Texas. Ca. ¹/₂ nat. Gr.

Die Augenöffnungen selbst sind mit wenigen Ausnahmen (z. B. Diplocaulus [Fig. 16]) relativ groß; wie oben gesagt, ist die Bauart der Schädel bei der überwiegenden Mehrzahl der Stegocephalen eine flache und niedere und infolgedessen richten sich die Augen senkrecht oder schräg nach oben und wären so ziemlich ungeschützt. Dieser Mangel wird nun durch einen häufig beobachteten, von den Augäpfeln ausgeschiedenen Sklerotikaring beseitigt, der aus einem Kranze vierseitiger Knochenplättchen besteht und auf diese Weise einen ausgezeichneten Schutzapparat darstellt.

Neben diesen Durchbrüchen können noch einige andere Öffnungen im Schädeldach der Stegocephalen auftreten. So findet sich verschiedentlich zwischen Zwischenkiefern (Praemaxillaria) und Nasenbeinen (Nasalia) bzw. Stirnbeinen (Frontalia) eine sogenannte Facialgrube (Cavum internasale)[1], z. B. Dasyceps, Trematops, Acanthostoma, Microbrachis etc. (Fig. 17 und 18).

[1] *F. v. Huene*, Neubeschreibung des permischen Stegocephalen Dasyceps Bucklandi aus Kenilworth. Geol. u. pal. Abhandl., XII, 1910

Diese Grube ist auch bei einer Reihe von rezenten, landbewohnenden Urodelen vorhanden, wo in sie eine schleimabsondernde Drüse, die Glandula intermaxillaris, eingelagert ist.

In den Zwischenkiefern selbst können bei einigen größeren Gattungen als weitere Durchbrüche die Foramina intermaxillaria auftreten, welchen die Aufgabe zufällt, bei geschlossenem Maule die Spitzen der großen Fangzähne des Unterkiefers aufzunehmen.

Als besondere Seltenheit bei den Stegocephalen sei noch das Auftreten einer Präorbitalöffnung (Fig. 18) erwähnt, die sich sonst nur bei einer Reihe von Sauropsiden entwickelt zeigt. Man kennt eine solche von dem permischen Trematops, wo nach *Williston* [1]) eine Verschmelzung der Nasenlöcher mit dem genannten Element erfolgt, und merkwürdigerweise begegnet dasselbe uns bei einem der ältesten Vertreter der Stegocephalen überhaupt, dem Genus Loxomma aus dem Carbon Großbritanniens, wo es in die Augenöffnung übergeht.

Fig. 17.

Acanthostoma vorax *Credner*. Aus dem Rotliegenden von Niederhäßlich bei Dresden.
A = Augenöffnung. Zwischen den Nasenlöchern = *Na* die große Facialgrube, *Pm* = Prämaxillare, *n* = Nasale. *Pn* = Lacrymale, *L* = Präfrontale, *F* = Frontale, *m* = Maxillare, *J* = Jugale, *Pt* = Postfrontale, *Po* = Postorbitale, *Qj* = Quadratojugale, *S* = Squamosum, *E* = Tabulare, *P* = Parietale, *Os* = Postparietale. Ca. $^4/_5$ natürl. Größe. Nach *O. Jaekel*.

Häufig treffen wir auf der Schädeloberfläche von Stegocephalen regelmäßige, symmetrische Furchensysteme von Schleimkanälen (Fig. 19), die namentlich in der mittleren Region des Schädeldaches zwischen Augen- und Nasenöffnungen ineinander übergehen und dort eine Figur hervorrufen, die mit einer Lyra verglichen wird.

Von Interesse ist es nun, daß nach *Moodie* [2]) die diesen Sinnesorganen ähnlichen, bei Fischen und Urodelen (Necturus) entwickelten „Seitenlinien" sich auch im Abdruck der fleischigen Teile eines Mikrosauriers (Mikrerpeton) gefunden haben.

[1]) *S. W. Williston*, New on little-known Permian Vertebrates. Trematops, new genus. Journ. Geol., Vol. XVII, 1909.

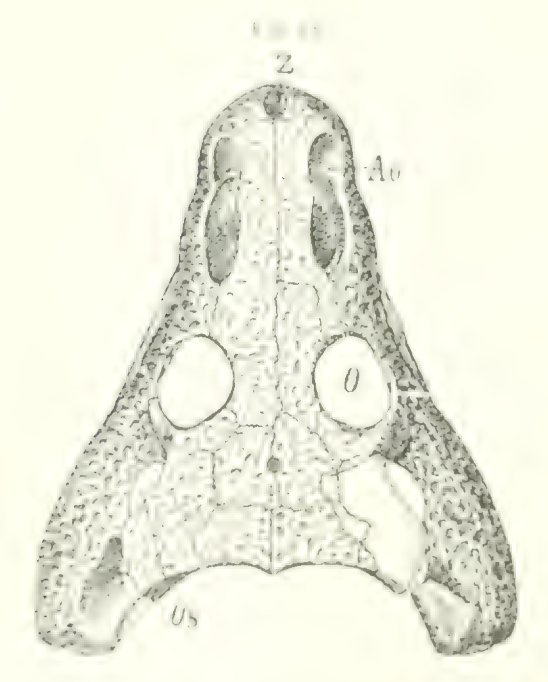
[2]) *R. L. Moodie*, The lateral line system in extinct amphibia. Journ. Morpholog. Vol. XIX, 1908. — A Contribution to a Monograph of the extinct Amphibia of North Amerika. Journ. of Geol., 17, 1909.

Die relativ nicht starken Knochenschilder, welche das Schädeldach der Stegocephalen bilden, sind, wie oben schon gesagt, „Deckknochen“, d. h. Verknöcherungen der Haut, ihre Zahl ist gegenüber den lebenden Amphibien etwas größer; die beigegebenen Figuren sollen ihre Gruppierung und Verteilung erläutern.

Hierbei sei bemerkt, daß die Bezeichnungen Supraoccipitalia und Epiotica, die früher gebraucht wurden, besser zu vermeiden wären — da dieselben primären Knochengebilden zukommen — und durch andere, wie Postparietalia (Dermosupraoccipitalia) und Tabularia ersetzt werden sollten.

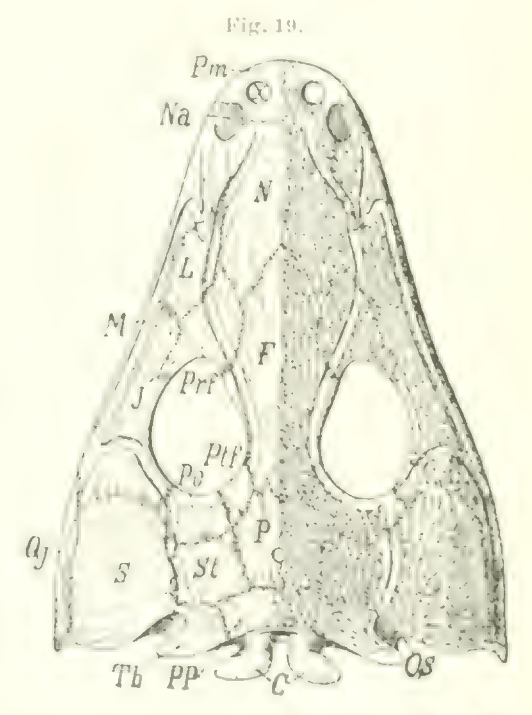
Am Hinterrand des Schädeldaches (Fig. 15, 19) findet sich nicht selten jederseits ein buchtartiger Einschnitt — der sogenannte Ohrenschlitz —

Fig. 18.



Trematops Milleri *Williston*. Schädeloberseite. Perm von Texas (nach *Williston*). Z = Facialdurchbruch, AO = Präorbitalöffnung und Nasenloch, O = Augen, Os = hintere geschlossene Ohrenschlitze (falsches Schläfenloch). (Nach *Williston*.) $^{2}/_{10}$ nat. Gr.

Fig. 19.



Mastodonsaurus giganteus *Jäger*. Mit deutlicher Lyra. Lettenkohle Gaildorf bei Stuttgart. Alle übrigen Bezeichnungen wie früher. Ca. $^{1}/_{16}$ nat. Gr. (Nach *E. Fraas*.)

in einigen Fällen kann derselbe von den ihn begrenzenden Elementen des Schädeldaches aber zu einer „falschen“ Schläfenöffnung eingefaßt (Cyclotosaurus, Cacops Trematops) (Fig. 18, 21) oder völlig überwuchert werden (Diplocaulus) (Fig. 16).

Bei den rezenten Amphibien verknöchern am Hinterhaupte die Exoccipitalia lateralia stets — bei einem großen Teil der Stegocephalen hingegen bleiben dieselben knorpelig, bewahren also noch primitive Zustände, während sie bei einer anderen Gruppe ossifizieren; im letzteren Falle bilden sie die zwei für die Amphibien charakteristischen Condyli occipitales (Fig. 20). Als große Ausnahme hat sich bei einer Art von Capitosaurus[1]) und bei den Eryopiden ein Basioccipitale nachweisen lassen

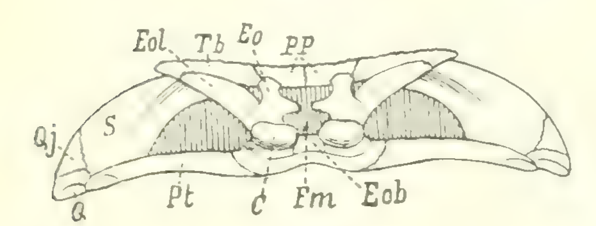
[1]) *A. S. Woodward*, On two new Labyrinthodont skulls of the genera Capitosaurus and Aphaneramma. Proc. Zool. Soc. London 1904, Vol. II.

und *Williston* erwähnt bei Cacops und Trematops ein verknöchertes Basisphenoid.

In allerneuester Zeit hat *v. Huene*[1]) die Umwallung des Hirnraumes bei Eryops und Cacops mit ihren Durchbohrungen untersucht und dabei gefunden, daß die erwähnten Formen und damit vermutlich auch die Stegocephalen überhaupt kein 12. Gehirnnervenpaar (Hypoglossus) besitzen und darin mit den rezenten Amphibien übereinstimmen, und ferner daß die Gehörregion von Eryops wie bei den Amphibien eine laterale Ausstülpung bildet, welche in einer aparten, nur durch eine große Fensterung mit dem übrigen knöchernen Hirnraum verbundene Kammer liegt.

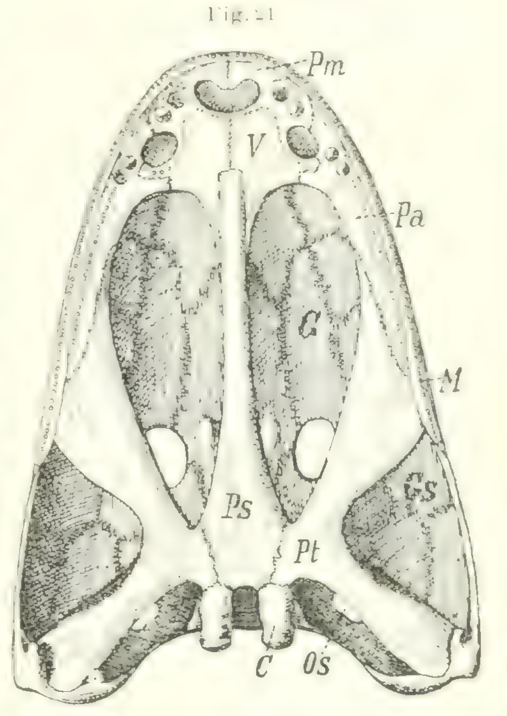
Bezeichnend für die Unterseite des Stegocephalenschädels (Fig. 21) sind die meist sehr ansehnlichen Gaumengruben, welche durch das für die Amphibien charakteristische, stets recht stattliche Parasphenoid geteilt, rückwärts von den Pterygoiden und seitlich sowie vorne durch die Palatina bzw. Vomeres begrenzt werden. Verhältnismäßig selten hat man bei den Stegocephalen das für die Mehrzahl der Reptilien bezeichnende zwischen Pterygoid, Palatinum und Maxillare sich einschaltende Os transversum nachweisen können. Ein verknöchertes Quadratum kam in wenigen Fällen zur Beobachtung.

Fig. 20.



Hinterhaupt von Mastodonsaurus giganteus *Jäger* nach (*E. Fraas* und *A. S. Woodward*). *Fm* = Foramen magnum, *PP* = Postparietale, *Tb* = Tabulare, *S* = Squamosum, *Q* = Quadratojugale, *Q* = Quadratum, *Pt* = Pterygoid, *EO* = Exoccipitale laterale, *C* = Condyli occipitales, *Eol* = seitlicher Flügel, *Eob* = basale Verschmelzung des Exoccipitale laterale. Stark verkleinert.

Fig. 21



Cyclotosaurus robustus *H. v. Meyer*. Schädelunterseite. *C* = Condylus occipitalis, *Pt* = Pterygoid, *Ps* = Parasphenoid, *V* = Vomer, *Pa* = Palatinum, *M* = Maxillare, *Pm* = Prämaxillare, *G* = Gaumengruben, *GS* = Gaumenschläfengruben. *OS* = hinten geschlossene Ohrenschlitze (falsche Schläfenöffnung). Schilfsandstein des unteren Keuper, Stuttgart. (Stark verkleinert. Nach *E. Fraas*.)

Der Unterkiefer besitzt bei fast allen Stegocephalen, einige Genera wie Diplocaulus ausgenommen, die Länge des ganzen Kopfes. Neben den drei Hauptstücken, von denen das Dentale den bezahnten Oberrand und Vorderrand des Kiefers, das Angulare den Unterrand bildet und das Articulare die Verbindung mit dem Schädel vermittelt, können eine noch

[1]) *F. v. Huene*, Beiträge zur Kenntnis des Schädels von Eryops. Anat. Anz., 49 (4), 1912.

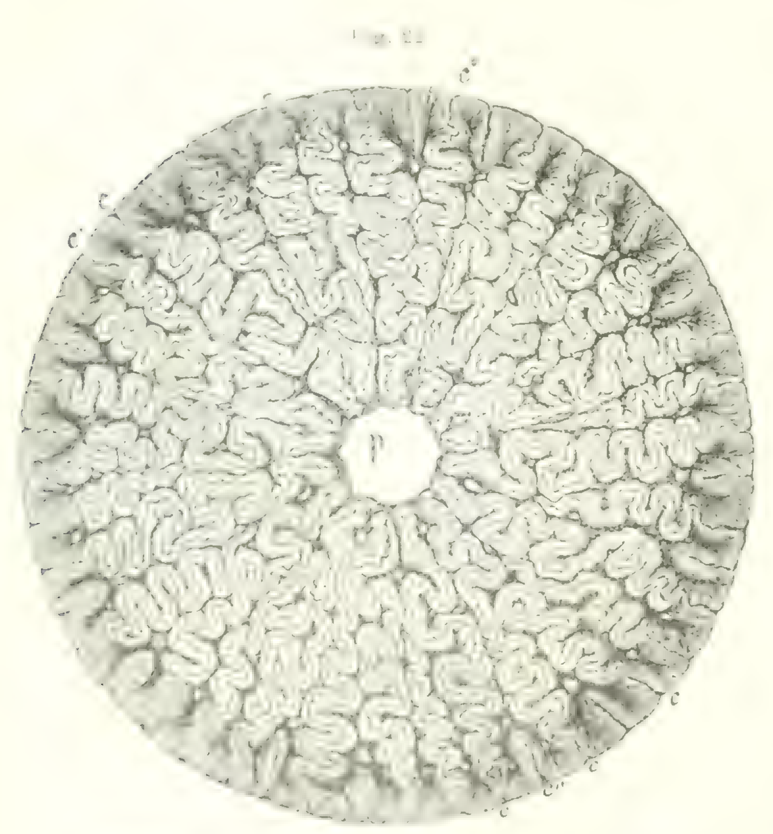
größere Anzahl von Deckknochen als bei den rezenten Amphibien auftreten.[1])

Was die Bezahnung der Stegocephalen anlangt, so stehen die kegelförmigen Zähne in der Regel nur in einer Reihe auf dem Unterkiefer, wobei sie von vorne nach hinten an Stärke abnehmen.

Nur in der Symphysengegend, d. h. da, wo die beiden Äste zumeist nur durch Ligament verbunden sind, stellen sich in vielen Fällen jederseits ein oder einige wenige größere Fangzähne ein, die dann mit ebensolchen auf den Prämaxillarien korrespondieren.

Solche Fangzähne[2]), häufig in paarweiser Entwicklung, treffen wir auch auf dem Vomer und dem Palatinum. Außerdem können sowohl der Unterkieferoberrand, ebenso wie sämtliche Elemente der Schädelunterseite mit Polstern kleiner, dicht stehender Chagrinzähnchen versehen sein.

Fig. 22.



Querschnitt durch einen Zahn von Mastodonsaurus Jaegeri [illegible]. (Nach *R. Owen*.)
P. Pulpa, *c.* Zement.

Die kleineren paläozoischen Stegocephalen besitzen kegelförmige, glatte, schlanke Zähne mit großer Pulpa; bei den größeren paläozoischen und triassischen Formen aber zeigt die Außenseite der Zähne in der unteren Hälfte bis $^2/_3$ der Höhe gewöhnlich eine mehr oder weniger deutliche Furchung; in diesem Falle zeigt die Dentinsubstanz eine von der Pulpa ausgehende radiale Faltung. Durch weitere Ausbuchtung der Pulpahöhle und die damit verbundenen Verlagerungen der von feinen Röhrchen durchsetzten Dentinsubstanz kann nun bei höher organisierten Gattungen ein äußerst kompliziertes Bild — die sogenannte Labyrinthstruktur — entstehen. Diese Falten sind an der Basis des Zahnes immer am stärksten ausgebildet, um nach oben gegen die Spitze des Zahnes zu stets einfacher zu werden (Fig. 22).

[1]) *E. Gaupp*, Nachträgliche Bemerkungen zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbeltiere, insonderheit der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 40, Nr. 21/22, 1912.

[2]) *E. Fraas*, Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. Paläontographica, 35, 1889.

Die Befestigung der Zähne auf ihrer Unterlage erfolgt entweder direkt (akrodonte Bezahnung) oder durch seitliche Anlagerung an den erhöhten Kieferrand (pleurodonte Bezahnung), zuweilen kommt es auch zur Bildung von Alveolen oder Alveolarinnen, auf deren Boden dann die Zähne festgewachsen sind (protothekodont).

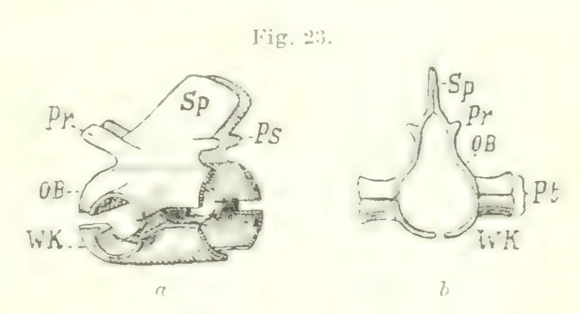
Die Wirbel der Stegocephalen sind äußerst verschiedenartig ausgebildet.

Wir unterscheiden bei ihnen folgende Typen:

1. Der phyllospondyle (Blattwirbler) Typus[1] (Fig. 23), der als der primitivste zu betrachten ist.

Nach den gegenwärtigen Anschauungen wird ein solcher Wirbel von 4 zarten Knochenblättchen gebildet, welche sowohl Chorda wie Rückenmark umschließen. Die 2 oberen (dorsalen) Blättchen, an denen auch vordere und hintere Gelenkfortsätze (Prä-, Post-, Zygapophysen) entwickelt sind, verlängern sich nach oben zu einem median noch nicht verschmolzenen Dornfortsatz, außerdem ist jedes Blättchen seitlich ausgezogen, um so die Oberfläche eines meist sehr kräftigen dornartigen Querfortsatzes zu bilden. Diese beiden dorsalen Blättchen werden als die Repräsentanten des oberen Bogens angesehen. Die zwei unteren (ventralen) Knochenblättchen, welche man als Verknöcherungen des Wirbelkörpers selbst ansieht, umfassen die Chorda von unten rinnenförmig, ohne daß in der ventralen Mittellinie eine gegenseitige Vereinigung erfolgt und bilden seitlich die Unterseite der Querfortsätze.

Fig. 23.



Phyllospondyler Rumpfwirbel von Branchiosaurus. *a* von der Seite, *b* von vorne. (In *a* sind die vier Teile voneinander getrennt.)
WK = Wirbelkörper, *OB* = oberer Bogen. *Pr* = Präzygapophyse, *Ps* = Postzygapophyse, *Sp* = Processus spinosus. *Pt* = Processus transversus. Stark vergr. (Nach *Credner* und *Thevenin*.)

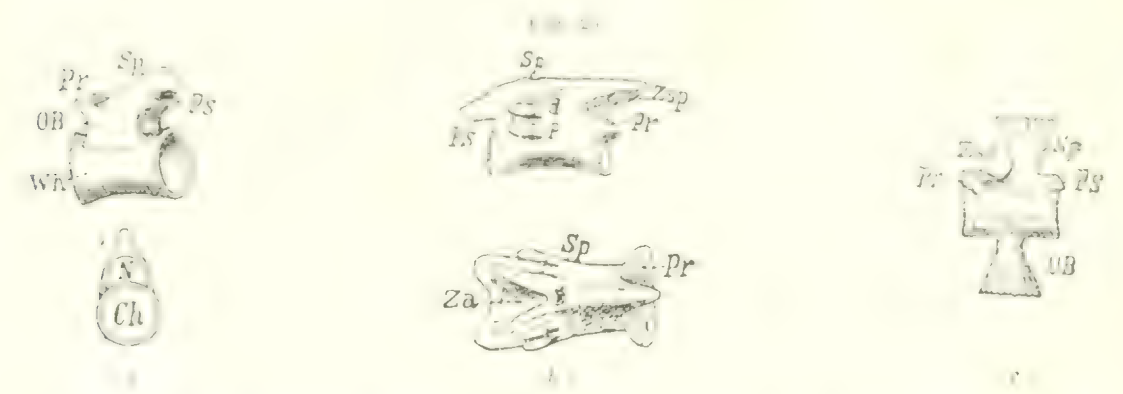
2. Der lepospondyle (Hülsenwirbler) Typus (Fig. 24).

Bei dieser Art der Verknöcherung ossifiziert der Wirbelkörper als röhrenförmige Hülse und umhüllt so die gewöhnlich persistierende Chorda vollständig. Der obere Bogen verknöchert selbständig, er trägt die Gelenkfortsätze und sitzt dem eigentlichen Wirbelkörper mehr oder weniger fest auf.

Vereinzelt kommt es neben den vorderen und hinteren Gelenkfortsätzen (Prä- und Postzygapophysen) auch zur Gelenkung von Zygosphen und Zygantrum, in welchem Falle ein zwischen den Präzygapophysen ausgebildeter keilförmiger Fortsatz in eine entsprechend geformte, zwischen den Postzygapophysen des vorhergehenden Wirbels liegende Vertiefung

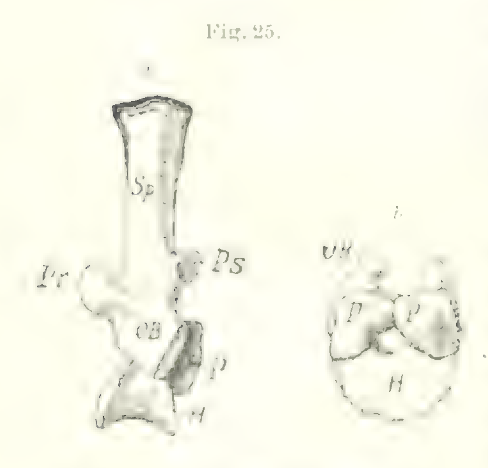
[1]) *H. Credner,* Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rotliegenden des Plauenschen Grundes. I—X. Zeitschr. d. Deutschen geol. Ges., Bd. 33—45, 1881—1893. — *A. Thevenin,* Amphibiens et Reptile du terrain houiller de France. Ann. de Pal., I. 1906. Les plus anciens Quadrupèdes de France. Ibid., T. V, 1910.

(Zygantrum) gelenkig eingreift. *H. Schwarz*[1]) hat außerdem nachgewiesen, daß noch am Dornfortsatz über den Gelenkfortsätzen sowie am Wirbelkörper selbst weitere Gelenkfortsätze auftreten können. Querfortsätze zeigen sich sowohl am oberen Bogen wie am Wirbelkörper selbst entwickelt, eine



Lepospondyle Rumpfwirbel *a* von Hylonomus (von der Seite und im Vertikalschnitt) (nach *Credner*); *b* von Diplocaulus von der Seite und von vorne (nach *Broili*); *c* Schwanzwirbel von Urocordylus (nach *Schwarz*).
d = Diapophyse, *P* = Parapophyse, *Zsp* = Zygosphen, *Za* = Zygantrum, *UB* = unterer (Bogen) Dornfortsatz, *Ch* = Chorda, *N* = Neuralrohr. Sonstige Bezeichnungen wie früher. *a* und *c* stark vergrößert, *b* ca. ½ nat. Gr.

Fig. 25.



Rhachitomer Rumpfwirbel von Eryops. *a* von der Seite. (Teilweise ergänzt.) *H* = Hypozentrum. *P* = Pleurozentrum. (Sonstige Bezeichnungen wie früher.) *b* von hinten. (Der dorsale Abschnitt des oberen Bogens mit Dornfortatz etc. nicht erhalten.) Ca ½ nat. Gr. (Nach *Broili*.)

besondere Modifikation der Hämapophysen (untere Bogen) sind die unteren Dornfortsätze, die sich an den Schwanzwirbeln verschiedener Formen entwickelt zeigen.

3. Der temnospondyle[2]) (Schnittwirbler) Typus (Fig. 25). Die Verknöcherung scheint hier ebenso wie in den übrigen Fällen mit dem oberen Bogen zu beginnen. Die beiden Hälften, welche die gut entwickelten Gelenkfortsätze tragen, bleiben sogar, wie bei Discosaurus nachgewiesen wurde, anfänglich getrennt, um sich erst später median dorsal unter Bildung eines mehr oder weniger ansehnlichen Dornfortsatzes zu vereinigen.

Der eigentliche Wirbelkörper zeigt entweder rhachitome oder embolomere Bauart. Bei der ersteren Art der Ausbildung baut sich der Wirbelkörper aus einem vorderen unpaaren ventralen Knochenstück, dem Hypozentrum (Interzentrum), das gewöhnlich Hufeisenform besitzt, und zwei hinteren, seitlichen (lateralen) Knochenstücken, den Pleurozentra, auf, die meist von keilförmiger Gestalt sind;

[1]) *H. Schwarz*, Über die Wirbelsäule und die Rippen holospondyler Stegocephalen (Lepospondyli). Beitr. z. Pal. u. Geol. Österreich-Ungarns u. d. Orients. Bd. XXI. 1908.

[2]) *F. Broili*, Über die rhachitomen Wirbel der Stegocephalen. Zeitschr. d. Deutschen geol. Gesellsch., Bd. 60, 1908. — *S. W. Williston*, Rhachitomous Vertebrae. Journ. Geol., 18, 1910.

ersteres, das Hypozentrum, dürfte dem ventralen Halbring des Wirbelkörpers entsprechen, letztere — welche in der Schwanzregion jederseits in ein oberes und unteres Paar zerfallen können — vereinigen sich bei höher entwickelten Formen (Eryops) über der Chorda zum dorsalen Halbring des Wirbelkörpers. Sind bei dem rachitomen Typus zweiköpfige Rippen ausgebildet, so erfolgt die Verbindung einesteils mit der Diapophyse des oberen Bogens, andernteils mit einer Vertiefung (parapophyse Facette) am oberen Hinterrand des Hypozentrums.

Fig. 26.

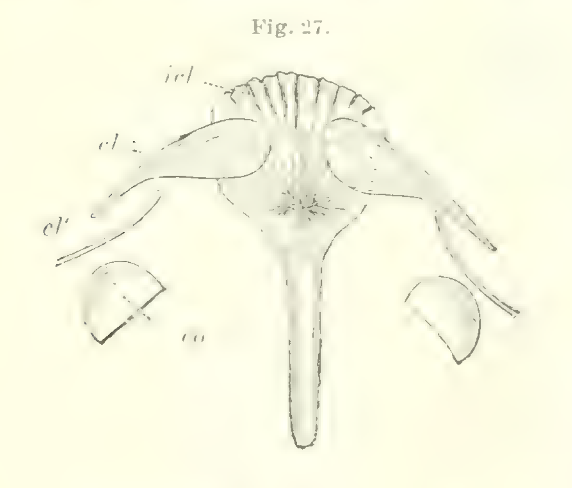


Rückenwirbel von Loxomma Allmani *Huxley*. Schräg von hinten. $^1/_2$ nat. Gr.

Die **embolomere** Art der Verknöcherung des Wirbelkörpers ist nur in sehr seltenen Fällen bei Cricotus, Diplovertebron Nummolosaurus[1]) nachgewiesen worden, ihr Wesen besteht darin, daß je zwei Knochenringe einem Körpersegment entsprechen; der vordere Ring trägt den oberen Bogen, die Rippen und in der Schwanzregion die Hämapophyse. Über die Entstehungsweise des embolomeren Typus gehen die Anschauungen noch auseinander.

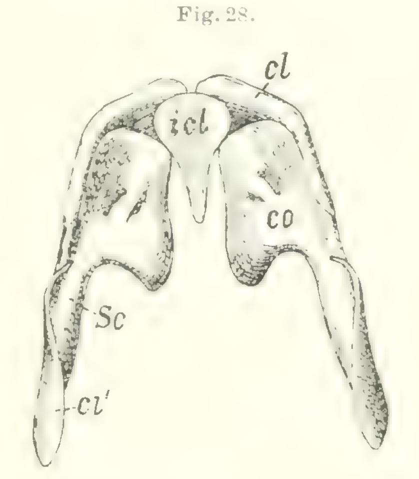
Der Meinung, daß der vordere Ring durch dorsales Zusammenwachsen des Hypozentrums, der hintere Ring durch dorsale wie ventrale Verschmelzung der Pleurozentra entstanden sein dürfte, steht die Anschauung gegenüber, daß der rachitome Typus als

Fig. 27.



Schultergürtel von Melanerpeton. (Vergr. nach *Credner*.) *icl* = Mittelplatte (Episternum) Interclavicula, *cl* = Seitenplatte (Clavicula), *cl'* = Cleithrum, *co* = Coracoid.

Fig. 28.



Schultergürtel von Cacops aspidephorus (nach *Williston*). Dorsalansicht. *icl* = Episternum, *cl* = Clavicula, *Co* = Coracoid. *Sc* = Scapula *cl'* = Cleithrum. $^1/_3$ natürl. Gr.

Übergangsstadium vom embolomeren Typus zum eigentlichen Vollwirbel zu betrachten sei.

4. Der **stereospondyle** (Vollwirbler) **Typus** (Fig. 26), der uns die vollkommenste Art der Verknöcherung bei Stegocephalen vor Augen führt.

[1]) *A. Fritsch*, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, 4, 1901, Prag.

Der Wirbelkörper besitzt schwach amphicoele Scheibenform. Zuweilen läßt das Zentrum noch eine Durchbohrung von seiten der Chorda erkennen oder dorsal unter dem Medullarkanal deutet eine rinnenförmige Vertiefung darauf hin, daß dieselbe ursprünglich von der Chorda erfüllt war. Es ist hierbei wichtig, zu konstatieren, daß diese stereospondyle Art der Verknöcherung, die doch auf eine größere Organisationshöhe unter den Stegocephalen hinweist, sich unter den ältesten Stegocephalen feststellen läßt, so bei Loxomma aus dem unteren Carbon Großbritanniens.

Fig. 29.



Trimerorhachis insignis *Cope*. Perm, Texas. Schädel noch im Zusammenhang mit dem Kehlbrustpanzer, von der Bauchseite. Ca. 3/4 natürl. Größe.

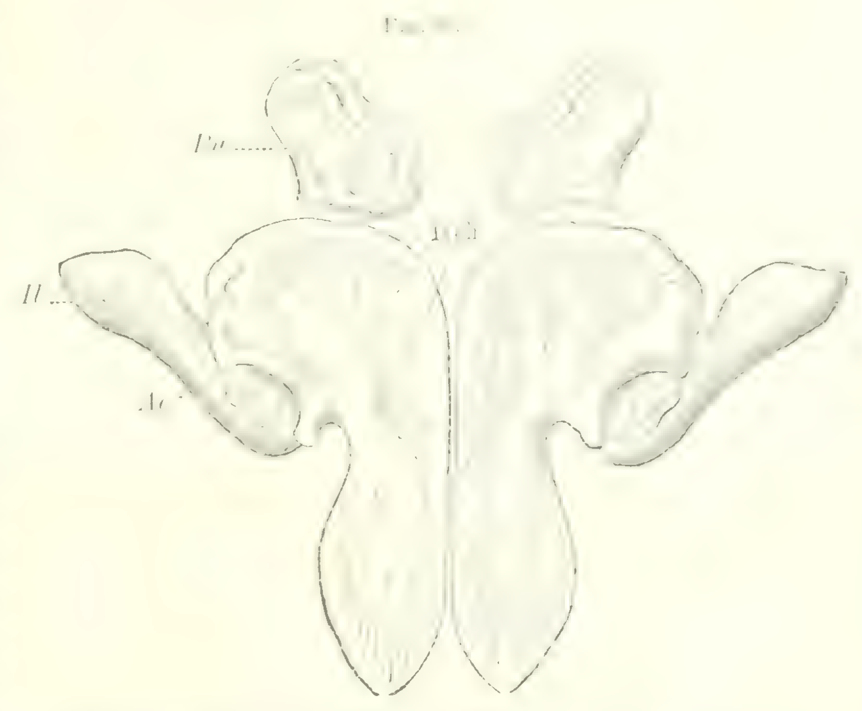
Wie bei den rezenten Amphibien wird auch bei den Stegocephalen der Halsabschnitt durch einen einzigen Wirbel, den Atlas, gebildet, der nach den wenigen Funden von solchen den oben angeführten Typen entsprechend sehr modifiziert sein kann. Rippen sind am Atlas nie zur Beobachtung gelangt.

Ein einziger Sakralwirbel mit einer kräftigen Rippe, an welche sich das Ileum anheftet, charakterisiert die Beckenregion, nur sehr selten haben sich Formen mit 2 Sakralwirbeln nachweisen lassen.

Der Schultergürtel (Fig. 27, 28, 39) ist für die Stegocephalen äußerst bezeichnend. Im Gegensatz zu allen anderen Amphibien begegnet uns hier ein sogenannter Kehlbrustpanzer, nämlich ventral drei wie der Schädel grubig skulpierte Hautplatten, von denen die in ihrem Umriß meist rhombische Mittelplatte als Episternum (Interclavicula, Entosternum), die

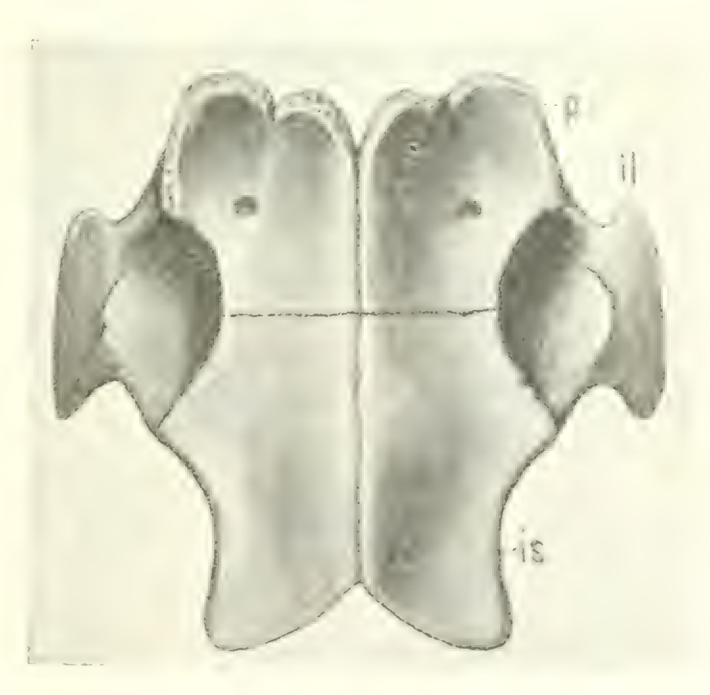
beiden in der Regel dreiseitigen, seitlichen Platten als Claviculae (Thoracalia[1]) gedeutet werden. Nicht selten begegnet uns in Verbindung mit dem letzteren Element ein meist schwacher, spangen- oder löffelförmiger Knochen, den man als Cleithrum erklärt.

Im übrigen ist die Verknöcherung der sonstigen Teile des Schultergürtels häufig eine sehr unvollständige, so daß nur einzelne Knochenkerne als Coracoid und Scapula sich erklären lassen, in manchen Fällen sind überhaupt keine Ossifikationen nachzuweisen, während einzelne Gattungen, wie Eryops, Cacops etc., Coracoid wie Scapula wohl verknöchert und zu einem einheitlichen Knochen verschmolzen zeigen.



Becken von Mastodonsaurus giganteus *Jaeger*. (Nach *Eb. Fraas.*) *Il* = (Ilium) Darmbein, *Isch* = (Ischium) Sitzbein, *Pu* = Schambein (Pubis), *Ac* = Pfanne (Acetabulum) für das Femur.

Fig. 31.



Cacops aspidephorus *Williston*. Aus dem Perm von Texas. Becken von unten. *p* = Pubis, *is* = Ischium, *il* = Ilium. Ca.
(Nach *S. W. Williston.*)

Die Gelenkenden an den Vorderextremitäten, die in ihrem Bau vielfach den Urodelen ähneln, sind ebenso wie der Carpus vielfach unverknöchert. Im Oberarm (Humerus) läßt sich selten ein Foramen entepicondyloideum feststellen. In der Regel sind 4, seltener 5 Zehen zu erkennen.

Was den Beckengürtel (Fig. 30 u. 31) betrifft, so

[1]) *H. Fuchs*, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte. Vergleichende Anatomie des Brustschulterapparates der Wirbeltiere. Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie. Sonderheft 2. Stuttgart 1912.

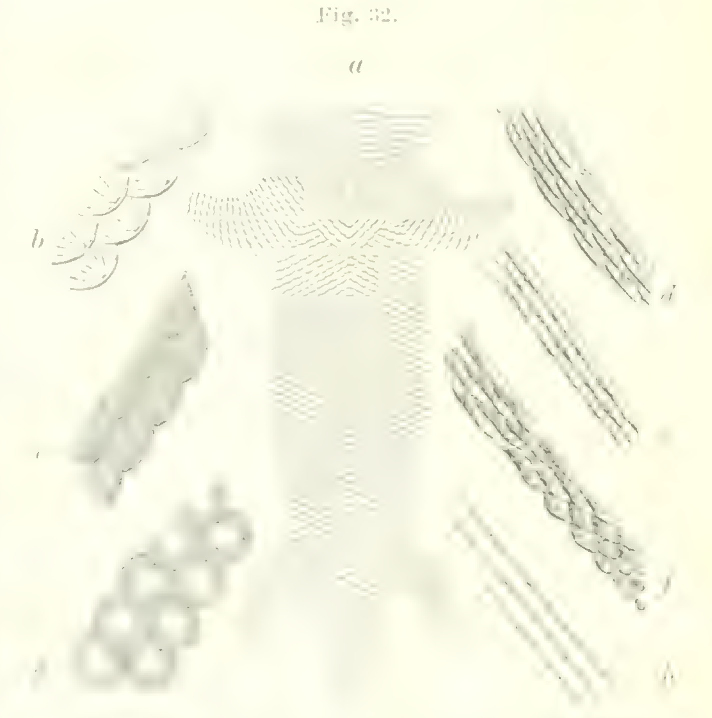
bleiben namentlich bei kleinen Formen die Schambeine knorpelig; verknöchern dieselben, so läßt sich ihnen manchmal ein Foramen obturatorium nachweisen. Zuweilen (Fig. 31) kommt es zu einer gegenseitigen Vereinigung der drei Beckenknochen, Pubis, Ischium und Ilium, öfter aber bleiben die einzelnen Elemente voneinander getrennt.

Für die Hinterextremitäten, die im übrigen fast stets die Vorderfüße an Länge übertreffen, gilt dasselbe wie über die Vorderextremitäten Gesagte. Am Hinterfuß sind stets 5 Zehen beobachtet worden.

Schließlich ist zu erwähnen, daß noch einige völlig fußlose Stegocephalen bekannt sind.

Unter den lebenden Amphibien finden sich Andeutungen eines Hautskeletts nur in seltenen Fällen: so zeigen die Blindwühler (Coeciliae) zwischen den Hautringen eingesprengte Schuppen, ferner besitzen einige wenige Anuren in ihrer Rückenhaut Verknöcherungen, die in einem Falle (Brachycephalus ephippium) mit den Dornfortsätzen in Verbindung treten.

Fig. 32.



a Bauchpanzer von Branchiosaurus, *b* Schuppen von Branchiosaurus, *c* von Hylonomus, *d* von Pelosaurus, *e* von Archegosaurus, *f* von Sclerocephalus, *g* von Discosaurus, *h* von Petrobates. (Nach *Credner*.)

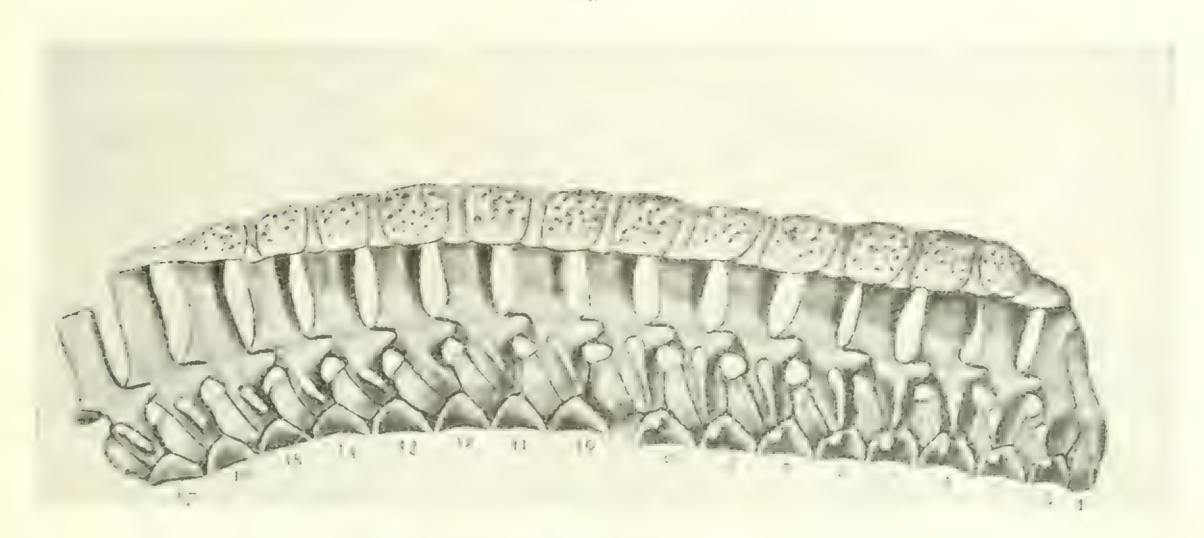
Bei den Stegocephalen hingegen ist die Entwicklung eines Hautskelettes (Fig. 32 und 33) von wesentlicher Bedeutung. Dasselbe findet sich in erster Linie in der Gestalt von verknöcherten Schuppen und Stäbchen auf der Bauchseite sowie verschiedentlich auf der Unterseite der Extremitäten. Diese Schuppen oder Knochenstäbchen sind in manchen Fällen äußerst zarte Gebilde, während in anderen dieselben eine beträchtliche Stärke erreichen können. Sie sind in schrägen, nach vorne konvergierenden und in der Mitte zusammenstoßenden Reihen angeordnet und bilden auf diese Weise einen beträchtlichen Schutz der Körperunterseite.

Diese Schutzvorrichtung durch verknöcherte Schuppen usw. zeigt sich gelegentlich auch auf dem Rücken einiger Stegocephalen.

Neben dieser Art der Hautverknöcherung können aber noch dorsal solide, kräftige und wie die Schädelknochen oder der Kehlbrustpanzer skulpierte Knochenplatten auftreten, die sich mit den oberen Enden der verbreiterten Dornfortsätze verbinden und dermaßen einen geschlossenen Rückenpanzer bilden können (Aspidosaurus, Dissorophus, Cacops, Fig. 33).

Schließlich sei noch bemerkt, daß auch zwischen dem Unterkiefer gelegentlich (Micropholis) kleine polygonale Knochenschuppen beobachtet wurden.

Fig. 33.



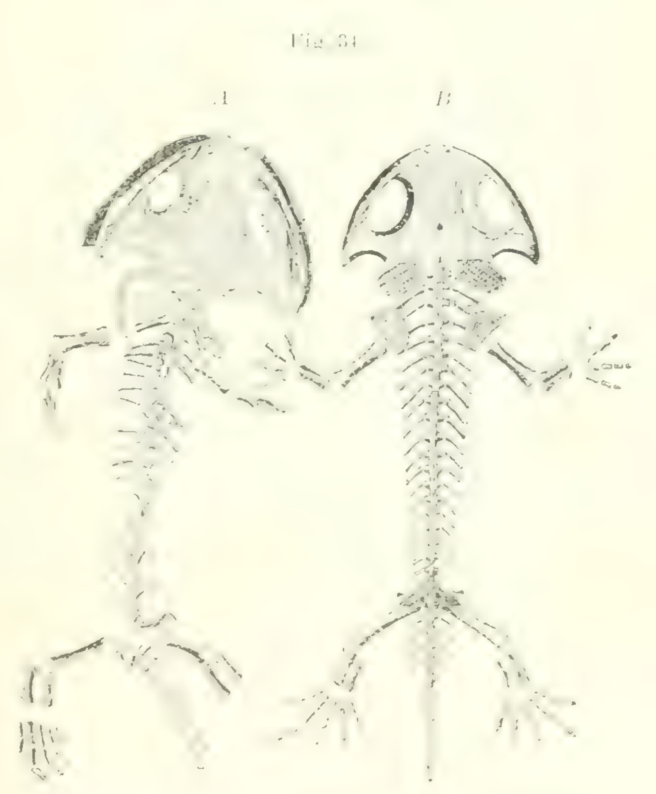
Cacops aspidephorus *Williston*. Perm. Texas. Die ersten 17 (rachitomen) Wirbel mit den Hautverknöcherungen von der Seite. Ca. 3/4 natürl. Größe. Nach *Williston*.

Zahlreiche Funde von Exkrementen von Stegocephalen beweisen, daß dieselben einerseits eine Spiralfalte im Darm besessen haben, welche sich als deutliche Furche[1]) auf den Exkrementen (Coprolithen) ausprägt, daß andrerseits wenigstens viele von ihnen Fleischfresser waren, da die Coprolithen häufig von Skelettresten, Schuppen etc. ganz erfüllt sind.

Gewisse kammförmige und gekrümmte Knöchelchen werden als Kammplatten bezeichnet. Man hält sie für Hilfsorgane bei der Begattung und vermutet, daß sie ausschließlich fußlosen Formen (Ophiderpeton etc.) zukommen.

In günstigen Fällen der Erhaltung hat man des öfteren bei jugendlichen Stadien die Reste vom Kiemenbogen nachweisen können.

Fig. 34.



Branchiosaurus (Protriton) amblystomus *Credner*. Rotliegendes. Niederhäßlich bei Dresden.

A Skelett eines ausgewachsenen Individuums (nat. Gr.). *B* Restauration einer Larve mit Kiemenbogen. (Nach *Credner*.)

[1]) *L. Neumayer*, Die Koprolithen des Perms von Texas. Palaeontographica, Bd. 51, 1904.

Neuerdings[1]) sind dieselben bei einer Art von Branchiosaurus bis zur vorgeschrittenen Entwicklung beobachtet worden.

Was die systematische Einteilung der Stegocephalen anlangt, so lassen sich auf Grund der oben besprochenen Wirbeltypen folgende 4 Unterordnungen auseinanderhalten: 1. Phyllospondyli, 2. Lepospondyli, 3. Temnospondyli, 4. Stereospondyli.

Zu den Phyllospondyli gehören kleine, kurzgeschwänzte, salamanderähnliche Stegocephalen mit relativ großem, breitem Schädel.

Fig. 35.



Branchiosaurus (Protriton) amblystomus *Credner*. Rotliegendes, Niederhäßlich bei Dresden. Rekonstruktion. Jugendliche Individuen mit Kiemen im Wasser, ausgewachsen ohne solche auf dem Lande. Ein Individuum zeigt auf der Ventralseite das charakteristische, aus verknöcherten Schuppen bestehende Hautskelett. Etwas verkleinert. Nach *J. Walther*

Wie die Wirbel zeigen auch die übrigen Skeletteile eine sehr mangelhafte Verknöcherung; die Zähne der Phyllospondyli sind einfach mit großer Pulpahöhle. Sie finden sich im Carbon und unteren Perm Europas — eine Art ist jüngst auch im Obercarbon von Illinois durch *Moodie* nachgewiesen worden.

Die Gattung Branchiosaurus (Fig. 10, 32, 34, 35) (Protriton) bietet uns besonderes Interesse, insoferne *Credner* seine fundamentalen Studien über

[1]) *G. Schönfeld*, Branchiosaurus tener etc. Abhandl. d. naturwissenschaftlichen Gesellschaft Isis in Dresden 1911

diese Gruppe auf Grund eines ungemein reichen Materials aus dem Rotliegenden des Plauenschen Grundes unfern Dresden anstellen konnte; es lagen ihm von dort über 1000 Exemplare in allen Stadien der Entwicklung vor.[1])

Die Unterordnung der Lepospondyli umfaßt einige sehr verschiedenartige Formengruppen aus dem Carbon und Perm; so ist ein Teil der Gruppe der salamanderähnlichen Microsauridae durch einen relativ kurzen Schwanz ausgezeichnet (ein Genus: Hylonomus wird sowohl aus dem Obercarbon Neuschottlands als auch aus dem Rotliegenden Europas angeführt), während der andere Teil mit einem sehr langen, seitlich komprimierten Ruderschwanz ausgestattet ist, wie beispielsweise Urocordylus (Fig. 24 c), Scincosaurus, Keraterpeton, Ptyonius aus dem Oberkarbon Europas und Nordamerikas.

Fig. 36.



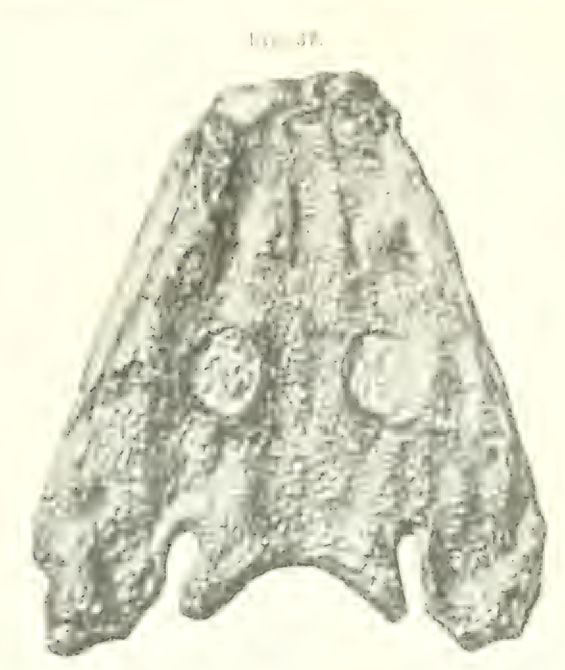
Diplocaulus Copei *Broili*. Perm, Texas. Gruppe von drei Individuen. Dieselben wurden in der durch die Abbildung gegebenen Lage aufgefunden.
O = Augen, R = Rippen. Ca. $1/_6$ natürl. Größe. (Nach *Broili*.)

Zu der Familie der permischen Diplocaulidae (Fig. 16, 24 b, 36) gehören in ihrem Habitus froschlarvenähnliche Stegocephalen mit langgestreckten Körpern und ungemein kleinen Vorder- und Hinterextremitäten, die anscheinend nur eine Bewegung im Wasser zuließen. Die Familie der Aistopodidae (Dolichosoma, Phlegethontia, Ophiderpeton u. a.) endlich vereinigt schlangenartige Gattungen, an denen weder Extremitäten noch deren Gürtel sich nachweisen ließen.

[1]) *H. Credner*, Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rotliegenden des Plauenschen Grundes, IX und X. Zeitschr. d. Deutschen Geol. Gesellschaft, Bd. 42 u. 45. 1890 und 1893.

Bei der Unterordnung der Temnospondyli, die nicht nur aus Nordamerika und Europa, sondern auch aus Afrika, Asien und Australien bekannt sind, treffen wir unter den Rhachitomi ziemlich einheitlich gebaute und dabei schon ganz stattliche Vertreter der Stegocephalen an. So kann beispielsweise der aus dem Rotliegenden von Saarbrücken allgemein bekannte Archegosaurus[1]) eine Körperlänge von 1·5 *m* erreichen, Actinodon[2]) (Fig. 37) aus dem unteren Perm Frankreichs dürfte diese Maße noch übertreffen und bei der Gattung Sclerocephalus können wir eine Schädelbreite von 35 *cm* und eine Schädellänge von 30 *cm* feststellen.[3]) Noch ansehnlicher sind die Dimensionen des nordamerikanischen Genus Eryops (Fig. 25, 38 und 39) aus dem texanischen Perm; bei einer Schädellänge von über 60 *cm*

Fig. 37.



Actinodon Frossardi *Gaudry*. Schädel von oben. Ca. 1/3 nat. Gr. (nach *Thevenin*). Perm von Autun, Frankreich.



Fig. 38.



Eryops megacephalus *Cope*. Perm, Texas. Schädel nebst Unterkiefer von der Seite. Ca. 1/4 natürl. Größe. (Nach *Case*.)

[1]) *H. v. Meyer*, Über Archegosaurus aus der Steinkohlenformation. Palaeontographica. I. 1848.

[2]) *A. Thevenin*, Les plus anciens Quadrupèdes de France. Annales de Paléontologie, V. 19. 10.

[3]) *F. Broili*, Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Palaeontographica. Bd. 51. 1904; Über Sclerocephalus aus der Gaskohle von Nürschan und das Alter dieser Ablagerungen. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanstalt. 1908. Bd. 58.

dürfte derselbe nach den Angaben von *Case*[1]) eine Gesamtgröße von 2·50 *m* erreicht haben. Als Träger eines durch Verschmelzung der Dornfortsätze mit Hautverknöcherungen gebildeten Rückenpanzers verdienen die aus den nämlichen Ablagerungen wie Eryops stammenden Formen Aspidosaurus, Otocoelus und Cacops[2]) Beachtung (Fig. 33). Von den Embolomeri unter den Rhachitomen sind nur verhältnismäßig wenige Vertreter bekannt geworden, so z. B. Cricotus aus dem nordamerikanischen Perm und Diplovertebron aus dem oberen Carbon von Nürschan in Böhmen.

Zu der Unterordnung der in der Regel mit einigen kräftigen Fangzähnen ausgestatteten Stereospondyli gehören die nach unseren Anschauungen höchst stehenden Repräsentanten der Stegocephalen. Wie bei der Mehrzahl der Temnospondyli ist bei ihnen das Hinterhaupt stets verknöchert und die Faltung der Dentinsubstanz der Zähne — welche Erscheinung schon bei den Temnospondyli eintritt — wird hier am meisten kompliziert. Die Schleimkanäle am Schädel der Stereospondyli sind ungemein scharf ausgeprägt und nehmen meist in ihrem Verlaufe das Bild einer Lyra an.

Man hat bis jetzt noch nicht einen Scleroticaring und einen Bauchpanzer bei den triassischen Formen der Gruppe nachweisen können. Da indessen gerade diese Vertreter aus Trias in der Regel in ziemlich grobkörnigen, harten Bausandsteinen gefunden werden, erscheint es nicht ausgeschlossen, daß die relativ zarten Verknöcherungen des Scleroticaringes und Bauchpanzers beim Versteinerungsprozeß zerstört wurden. Bei den Stereospondyli begegnen uns die ältesten Stegocephalen überhaupt, auf welche interessante Tatsache bereits eingangs hingewiesen wurde, nämlich Loxomma, deren Reste zuerst im Untercarbon Schottlands entdeckt worden sind, ferner Anthracosaurus aus dem oberen Carbon von England und Schottland, dessen Schädel bis $1/2$ *m* groß werden kann.

Die größten Vertreter der Unterordnung sind aber zuerst in der süddeutschen Trias nachgewiesen worden, und die besten erhaltenen Reste von Capitosaurus, Cyclotosaurus und Mastodonsaurus[3]) (Fig. 19—23, 40) treffen wir im Stuttgarter Naturalienkabinett, wo ein Schädel der letztangeführten Gattung 1 *m* Länge aufweist. Auch von den anderen Erdteilen kennt man Reste stereospondyler Stegocephalen, z. B. Anaschisma[4]) aus der Trias von Wyoming, Rhytidosteus aus der Trias der ehemaligen Oranjerepublik, Pachygonia aus Ostindien; selbst aus Spitzbergen

---

[1]) *E. C. Case*, Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America. Carnegie Institution of Washington Publicat., 146, 1911.

[2]) *S. W. Williston*, Cacops, Desmospondylus, new genera of Permian Vertebrates. Bull. Geol. Soc. Americ., Vol. 21, 1910.

[3]) *E. Fraas*, Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. Palaeontographica, Bd. 39, 1889.

[4]) *E. B. Branson*, Structure and relationships of Americ. Labyrinthodontidae. Journ. Geol. Soc., Vol. XIII, 1905.

wurden Angehörige der Gruppe, wie Aphaneramma[1]) und Lonchorhynchus[2]) beschrieben.

Zum Schlusse dieses Abschnittes sei auch noch der Fährten, d. h. der Fußspuren gedacht, die sowohl in den carbonischen Ablagerungen Nordamerikas, in den Sandsteinen der Karooformation, im Keuper Englands und im Rotliegenden[3]) und Buntsandstein Deutschlands die Schichtflächen stellenweise in ziemlicher Menge bedecken, aus dem letztgenannten Vorkommen mögen die in weiteren Kreisen bekannten Fährten des „Handtieres Chirotherium" besonders erwähnt werden.

Die meisten dieser Fährten dürften sich auf Stegocephalen zurückführen lassen; da jedoch, wie wir sehen werden, in den genannten Ablagerungen — wenigstens vom Perm aufwärts — bereits auch Reptilien von ähnlicher Bauart wie die Stegocephalen auftreten, erscheint es keineswegs ausgeschlossen, daß dabei auch Reptilienfährten vorliegen können.

Bezüglich der zeitlichen Verbreitung der Stegocephalen ergibt sich, wie eingangs schon darauf hingewiesen, die beachtenswerte Tatsache, daß diejenige Unterordnung, die nach ihrer Organisationshöhe zuletzt zu erwarten wäre, am frühzeitigsten auftritt. Es begegnen uns nämlich die ältesten stereospondylen Stegocephalen, also Vertreter, bei denen die Wirbelkörper amphicoele Scheibenform besitzen, bereits im Untercarbon (Loxomma, Eisenstein von Gilmerton, Schottland), während die phyllospondylen und legospondylen Stegocephalen, also Formen mit recht unvollständiger Verknöcherung der Wirbelsäule, sich mit Sicherheit erst aus obercarbonischen Ablagerungen nachweisen lassen. Doch ist hierbei dem Einwand Raum zu geben, daß es sich bei Loxomma um große, leicht in die Augen fallende Reste handelt, daß hingegen die kleineren legospondylen und phyllospondylen Stegocephalen infolge ihrer Unscheinbarkeit und häufig mangelhaften Erhaltung vielleicht bis jetzt in älteren Sedimenten übersehen oder nicht beachtet worden sind.

Versuchen wir nun, uns ein Bild von diesen Stegocephalen und ihrer Lebensweise zu machen. Die überwiegende Mehrzahl derselben bewohnte die sumpfigen Waldgebiete der Steinkohlenzeit, die Sümpfe des Perms und der Trias; wohl alle dürften wie die übrigen Amphibien ein Larvenstadium mit Kiemen durchlaufen haben; unter diesen scheinen auch einzelne, wie jüngst am Branchiosaurus tener gezeigt wurde, zeitlebens im Besitze von Kiemen geblieben und damit auch an dauernde aquatische Lebensweise gebunden gewesen zu sein. Als reife Tiere mögen die kleineren Gattungen sich vielfach in Baumstämme eingenistet haben, denn nicht selten begegnen uns ihre Reste in den Stämmen von Sigillarien und Lepidodendren (Neu-

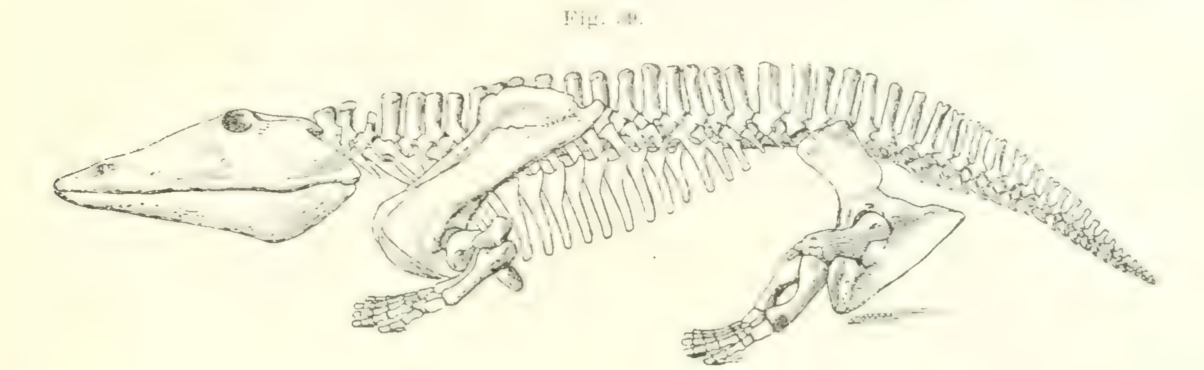
[1]) *A. S. Woodward*, On two new Labyrinthodont skulls of the genera Capitosaurus a. Aphaneramma. Proc. Zool. Soc. London. 1904, II.

[2]) *C. Wiman*, Ein paar Labyrinthodonten aus der Trias Spitzbergens. Bull. Geol. Inst. Upsala, Vol. IX, 1910.

[3]) *W. Pabst*, Beiträge zur Kenntnis der Tierfährten im Rotliegenden Deutschlands. Zeitschr. d. deutschen geol. Gesellsch., 52. Bd. 57.

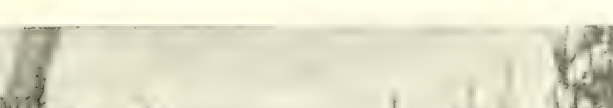
schottland); es dürfte deshalb auch die Annahme nicht von der Hand zu weisen sein, daß verschiedenen Stegocephalen, deren Endphalangen als Krallen ausgebildet sind, die Fähigkeit des Kletterns eigen war. Aber alle diese landbewohnenden Formen zeigen namentlich unter den größeren Vertretern etwas ungemein Unbehilfliches und

Fig. 39.



Eryops megacephalus *Cope*. Perm, Texas. Restauration des Skeletts. Sehr stark verkleinert. (Nach *Case*.)

Fig. 40.





Mastodonsaurus giganteus *Jäger*. Lettenkohle, Süddeutschland. Stark verkleinerte Rekonstruktion. (Nach *E. Fraas*.)

Schwerfälliges; der langgestreckte Rumpf, den die manchmal unverhältnismäßig kleinen Extremitäten (Mastodonsaurus) als Nachschieber unterstützen, liegt auf dem Boden auf und bedarf infolgedessen eines kräftigen Schutzes in Gestalt des Kehlbrustpanzers und der verknöcherten Hautschuppen (Fig. 39 u. 40).

Ebenso finden die Augen, die bei dem meist flachen oder nur mäßig abfallenden Schädeldach nach oben gerichtet sind, in einem großen Scleroticaring einen Schutz gegen äußere Einflüsse.

Neuerdings nimmt *Abel*[1]) an, daß einige der größeren Stegocephalen ihre eigentümlich gedrehten Humeri — analog gewissen Monotrenen — zum Graben verwendet hätten.

Neben diesen plumpen, schwerfälligen Vierfüßlern haben wir in den Aistopodiden besonders differenzierte, schlangenartig gestaltete Stegocephalen vor uns, denen Extremitäten und Extremitätengürtel völlig fehlen und die möglicherweise wie die Blindwühler eine unterirdische Lebensweise besessen haben.

Schließlich scheinen nach den Angaben *Wimans*[2]) sich einige Stegocephalen sogar dem Leben im Meere angepaßt zu haben, denn er macht uns mit Formen aus der Trias Spitzbergens bekannt, die ausschließlich in Ablagerungen marinen Charakters gefunden wurden.

Was die Nahrung betrifft, so dürften sich die kleineren Formen von pflanzlichen Stoffen, Insekten, Würmern etc. genährt haben, während die größeren Stegocephalen nach den Befunden ihrer Coprolithen sowie auf Grund ihrer häufig sehr kräftigen Fangzähne gefräßige Fleischfresser waren.

Bei der vorausgehenden Besprechung der osteologischen Eigenschaften der Stegocephalen wurde stets auf die Beziehung derselben zu den rezenten Amphibien hingewiesen und erscheint deshalb kaum mehr notwendig, nochmals diese gemeinsamen Merkmale zu betonen, welche für beide als Angehörige einer und derselben Klasse von Vertebraten beweisend sind.

Dagegen dürfte es angezeigt sein, auf diejenigen Eigenschaften aufmerksam zu machen, welche die Sonderstellung der Stegocephalen innerhalb der Klasse der Amphibien selbst dokumentieren.

Die Stegocephalen besitzen also ein vollkommen geschlossenes, von Deckknochen gebildetes Schädeldach, im Gegensatz hierzu verknöchert der Schädel der übrigen Amphibien unvollständig, so zeigt er insbesondere in der Schläfengegend große Lücken. Einzig allein die Gymnophionen, die Blindwühler, die als unterirdisch grabende Tiere ein größeres Schutzbedürfnis haben, besitzen gleichfalls ein geschlossenes Schädeldach; allerdings treten hier die Belegknochen nicht in so großer Zahl auf wie bei den Stegocephalen, so fehlen ihnen beispielsweise stets die „Postparietalia" und „Supratemporalia".

Desgleichen mangelt den Blindwühlern ebenso wie sämtlichen übrigen Amphibien das Foramen parietale, das Scheitelloch der Stegocephalen. Weiter zeigen sich die letzteren gewöhnlich durch den Besitz eines wohl entwickelten Körperschutzes in Gestalt verknöcherter Schuppen oder

[1]) *O. Abel*, Paläobiologie, 1912, S. 384 etc.

[2]) *C. Wiman*, Ein paar Labyrinthodontenreste aus der Trias Spitzbergens. Bull. Geol. Soc. Upsala, Vol. IX, 1910.

anderer Hautverknöcherungen aus, letztere begegnen uns nur als große Seltenheiten bei den anderen Amphibiengruppen und Schuppen treffen wir lediglich wieder bei den Blindwühlern.

Im Gegensatz zu den Stegocephalen kommt es bei den anderen Vertretern der Klasse, wenn auch die Chorda vielfach noch persistieren kann, stets zur Bildung knöcherner einheitlicher Wirkelkörper, während bei den ersteren in den meisten Fällen, wie oben gezeigt wurde, die Wirbelbildung noch sehr primitiven embryonalen Charakter in Gestalt einer äußerst unvollständigen Verknöcherung in sich trägt.

Den Stegocephalen kommt schließlich der aus drei Hautknochen bestehende Kehlbrustpanzer zu, ferner in histologischer Beziehung die häufig eintretende Radialstruktur der Zähne — Eigenschaften, die nirgends sonst bei Amphibien beobachtet werden.

Die Summe dieser Merkmale nun dürfte demnach die Sonderstellung der Stegocephalen gegenüber den übrigen Amphibien rechtfertigen, von denen sie auch seitlich durch eine große Lücke getrennt sind — die ältesten Urodelen traten in der unteren Kreide, die ersten Anuren im oberen Jura auf.

Lediglich die nicht fossil bekannten Gymnophionen lassen, wie oben ausgeführt, eine gewisse Ähnlichkeit durch den gemeinsamen Besitz eines geschlossenen Schädeldaches sowie das Auftreten von Hautschuppen nicht verkennen; die geringere Zahl der das Schädeldach der Blindwühler bildenden Belegknochen dürfte aber ebensowenig wie der Mangel des Foramen parietale ausschlaggebend sein, sich gegen eine Verwandtschaft zwischen den beiden Gruppen auszusprechen, zumal da wir wissen, daß auch unter den Stegocephalen extremitätenlose Formen vorkommen (Aistopodidae). Dieses Minus an Belegknochen kann nämlich ein Resultat späterer Verschmelzung sein (ebenso kennen wir verschiedene Stegocephalen, die nicht im Besitze sämtlicher Belegknochen sind) und ferner kann der Mangel des Foramen parietale, welches als lichtvermittelndes Organ bei den „Blindwühlern“ funktionslos geworden und deshalb nicht mehr zur Entwicklung gelangt ist, so erklärlich sein.

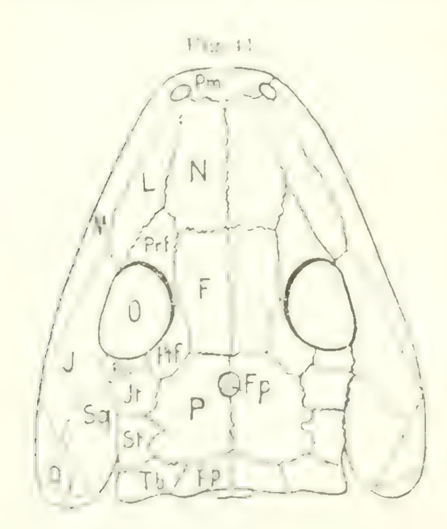
Vielleicht bestätigen einmal frühere Entwicklungsstadien von Gymnophionen die hier angedeuteten Vermutungen.

Andrerseits dürfen wir uns im Gegensatz hierzu der Erwägung nicht verschließen, daß diese eigentümlichen Merkmale der Gymnophionen auch sekundär erworben sein können, und ebensowenig dürfen wir nicht vergessen, daß die letzten Aistopodidae im obersten Carbon auftreten, während Blindwühler nur rezent bekannt sind.

Nach diesen Ausführungen scheinen deshalb weitere Schlüsse auf die Beziehungen der Stegocephalen zu den Blindwühlern bei dem derzeitigen Stand unseres Wissens nicht gerechtfertigt zu sein.

Was nun die weiteren Beziehungen der Stegocephalen zu den Fischen einerseits und den Reptilien andrerseits angeht, so läßt sich darüber folgendes anführen.

Eine Faltung des Dentin, wie wir sie bei vielen Stegocephalen gesehen, hat man auch bei einer Reihe paläozoischer Fische, den Grossopterygiern aus dem alten roten Sandstein (Devon) beobachtet, so zeigt sich dieselbe beispielsweise in fast noch stärkerem Maße wie bei den triassischen Stegocephalen bei der Gattung Dendrodus: auch eine innerhalb der Frontalia liegende Öffnung, die mit ziemlicher Sicherheit der Epiphysenöffnung des Foramen parietale entspricht, hat sich verschiedentlich (z. B. Osteolepis aus dem alten roten Sandstein) nachweisen lassen. Ferner zeigen jüngere Vertreter der mit einem Spiraldarm ausgestatteten Ganoiden, zu denen auch die oben genannten Formen gehören, in der Entwicklung ihrer Wirbel ganz analoge Verhältnisse wie unsere Stegocephalen; neben anderem weist z. B. der oberjurassische Eurycormus in seiner Rumpfregion den rhachitomen Typus, in seiner Schwanzregion den embolomeren auf; ausgezeichnet nach dem rhachitomen Schema gebaute Wirbel treffen wir bei dem gleichalterigen Caturus, während die tertiäre und rezente Amia in ihren Wirbelbildungen embolomere Bauart hat.



Seymouria Baylorensis *Broili*. (Ca. 1/3 nat. Gr.) Perm, Texas. (Die punktierten Linien geben an beschädigten Stellen den vermutlichen Verlauf der Suturen an.)
Pm = Prämaxillare, *N* = Nasale, *F* = Frontale, *P* = Parietale, *Ep* = Foramen parietale, *Po* = Postparietale, *Prf* = Präfrontale, *Ptf* = Postfrontale, *Po* = Postorbitale, *L* = Lacrimale, *J* = Jugale, *M* = Maxillare, *It* = Intertemporale, *St* = Supratemporale, *Sq* = Squamosum, *Qj* = Quadratojugale, *PP* = Postparietale, *Tb* = Tabulare.

Nach diesen Ausführungen bestehen also verschiedentliche Beziehungen, welche von den Stegocephalen auf die Ganoiden und unter diesen namentlich auf die Grossopterygier hindeuten — ein wirklich vermittelndes Glied aber zwischen Stegocephalen und diesen Fischen hat sich aber, und das muß betont werden, trotz der genannten Analogien bis jetzt noch nicht finden lassen.

Weit inniger aber gestalten sich die verwandtschaftlichen Beziehungen zu einer anderen Gruppe von Tetrapoden, deren Untersuchung wir nun vornehmen wollen, den Cotylosauriern.

Diese **Cotylosaurier**, von denen die ältesten Reste bereits im Carbon nachgewiesen worden sind und die in ihrer Verbreitung durch die Permformation bis zur oberen Trias die gleiche Lebensdauer wie die Stegocephalen besitzen, teilen mit diesem, was gleich als wichtigstes Argument vorausgeschickt werden soll, auch das bezeichnendste Merkmal, nämlich das vollkommen geschlossene Schädeldach (Fig. 41), an dem wir alle jene Belegknochen nachweisen können, die wir auch von den Stegocephalen her kennen. Die Cotylosaurier werden mit einigen anderen Unterordnungen, den Pelycosauriern, Theriodontiern und Anomodontiern zu der großen Reptilordnung der Theromoren oder besser Theromorphen, wie sie früher genannt wurden, gestellt, deren primitivste Formen sie vereinen. Der also vollkommen geschlossene Schädel der Cotylosaurier zeigt

infolgedessen nur Augen- und Nasendurchbrüche und ebenso wie die Stegocephalen ein meist recht ansehnliches Foramen parietale; selten hat man (Seymouria) auch am Schädelhinterrand noch „Ohrenschlitze“ nachweisen können. Im übrigen aber besitzt sowohl die Schädelhinterseite als auch die Schädelunterseite (Fig. 42) alle jene Merkmale, die einem echten Reptil eigen sind und welche auch die Cotylosaurier zu solchen stempeln: der unpaare, hier von Basioccipitale allein gebildete Condylus occipitalis ein verknöchertes Supraoccipitale und Opithoticum, auf der Schädelunterseite treffen wir ein Basisphenoid und das ansehnliche Parasphenoid der Stegocephalen ist zu einem relativ unansehnlichen Fortsatz, dem Rostrum rückgebildet, ferner sind die bei den Stegocephalen so ansehnlichen Gaumengruben reduziert, ihr Platz wird durch die Pterygoidea, größere Palatina und die zumeist entwickelten Ossa transversa, welche nur in ganz seltenen Fällen bei den Stegocephalen beobachtet wurden, eingenommen. Sind die Zähne der letzteren ausschließlich von kegelförmiger Gestalt, so treffen wir hier bei den Cotylosauriern neben solchen andere, je nach der Nahrung bereits recht differenzierte Zahntypen, deren Bau und Anordnung für die Systematik der Cotylosaurier verwendet wird.

Fig. 42.

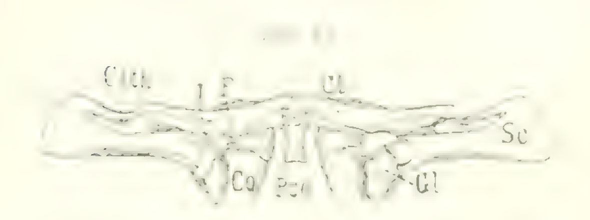


Labidosaurus hamatus *Cope.* Perm, Texas. Schädel nebst Unterkiefer von der Unterseite.
Pa = Palatinum, *Bs* = Basisphenoid, *Pt* = Pterygoid, *Ex* = Exoccipitale laterale, *St* = Stapes, *P P* = Postparietale, *Ep* = Tabulare, *Q* = Quadratum, *Ang* = Angulare, *A* = Articulare. Ca. $^1/_3$ natürl. Größe. (Nach *S. W. Williston.*)

Auch in bezug auf die Wirbelbildung läßt sich bei unseren Formen ein unleugbarer Fortschritt feststellen, wir haben hier durchwegs tief amphicoele Wirbelträger, bei denen die Chorda manchmal noch persistieren kann, die aber mit dem oberen Bogen fest verbunden sind — der Sacralabschnitt wird in der Regel durch 2 Wirbel (Seymouria hat

nach *Williston*[1]) nur 1 Sacralwirbel) gebildet und sehr häufig sehen wir zwischen die einzelnen Wirbelkörper kleine, keilförmige Knochenscheiben die Interzentra eingeschaltet.

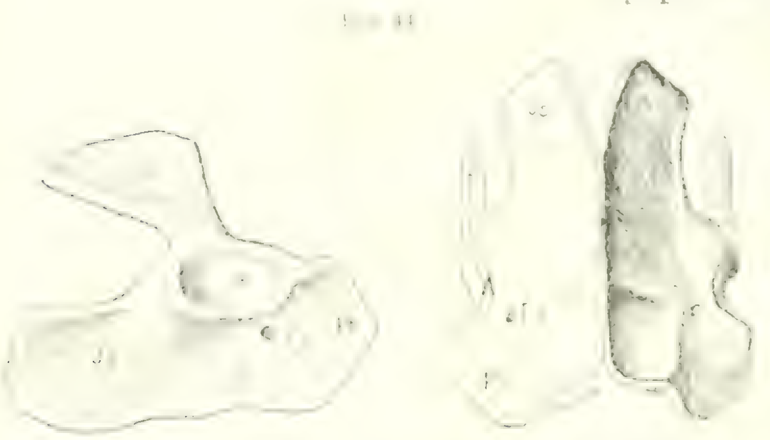
Was den Schultergürtel der Cotylosaurier anlangt, so trägt das Episternum und die beiden Claviculae von Seymouria mit ihrer rauhen Skulptur noch alle jene Merkmale, die sich nicht von denen eines höher stehenden Stegocephalen (z. B. Mastodonsaurus) unterscheiden lassen, bei den übrigen Cotylosauriern scheint das Episternum ziemlich allgemein bereits die charakteristische T-Form zu besitzen; von Interesse ist es ferner, daß das von den Stegocephalen her bekannte Cleithrum auch hier noch verschiedentlich zur Beobachtung kommt, so z. B. bei Pareiasaurus und Diadectes (Fig. 43).



Pareiasaurus Baini *Seeley* (sehr verkleinert). Oberer Perm, Südafrika. Restauration des Brustschulterapparates nach *Seeley* und *Fürbringer*.

Cl = Clavicula, *Clth* = Cleithrum, *Est* = Episternum, *Gl* = Fossa glenoidalis pro humero, *F* = Foramen supracoracoideum, *J* = Incisura (Fenestra?) coracoscapularis, *Co* = Coracoid, *Pco* = Procoracoid, *Sc* = Scapula.

Wie der Schultergürtel zeigt auch das Becken der Cotylosaurier und höheren Stegocephalen große Ähnlichkeit; die gleiche Erscheinung — die gegenseitige Verschmelzung der einzelnen Skeletteile —, die im Schulter- und Beckengürtel des Stegocephalen Eryops auftritt, ist bei den Cotylosauriern ziemlich allgemein nachgewieseu worden. Wie im Schultergürtel Scapula, Carocoid und Procarocoid gegenseitig verschmelzen, so vereinigen sich am Becken (Fig. 44) das mit einem Foramen obturatorium ausgestattete Pubis, das Ischium und Ileum zu einem einzigen soliden Skeletteile, der mit seinem Partner von der Gegenseite in der Symphyse zusammenstößt. Der Carpus und Tarsus der 5zehigen Extremitäten ist wie bei höher organisierten Stegocephalen (Eryops, Trematops etc.) mehr oder weniger vollständig verknöchert.



Labidosaurus hamatus *Cope*. Perm, Texas. Becken *a* rechte Hälfte, *b* von unten.
Il = Ilium, *Is* = Ischium, *Pb* = Pubis, *A* = Acetabulum femoris, *Fo* = Foramen obturatorium. Ca. 1/3 nat. Gr. (Nach *Broili*.)

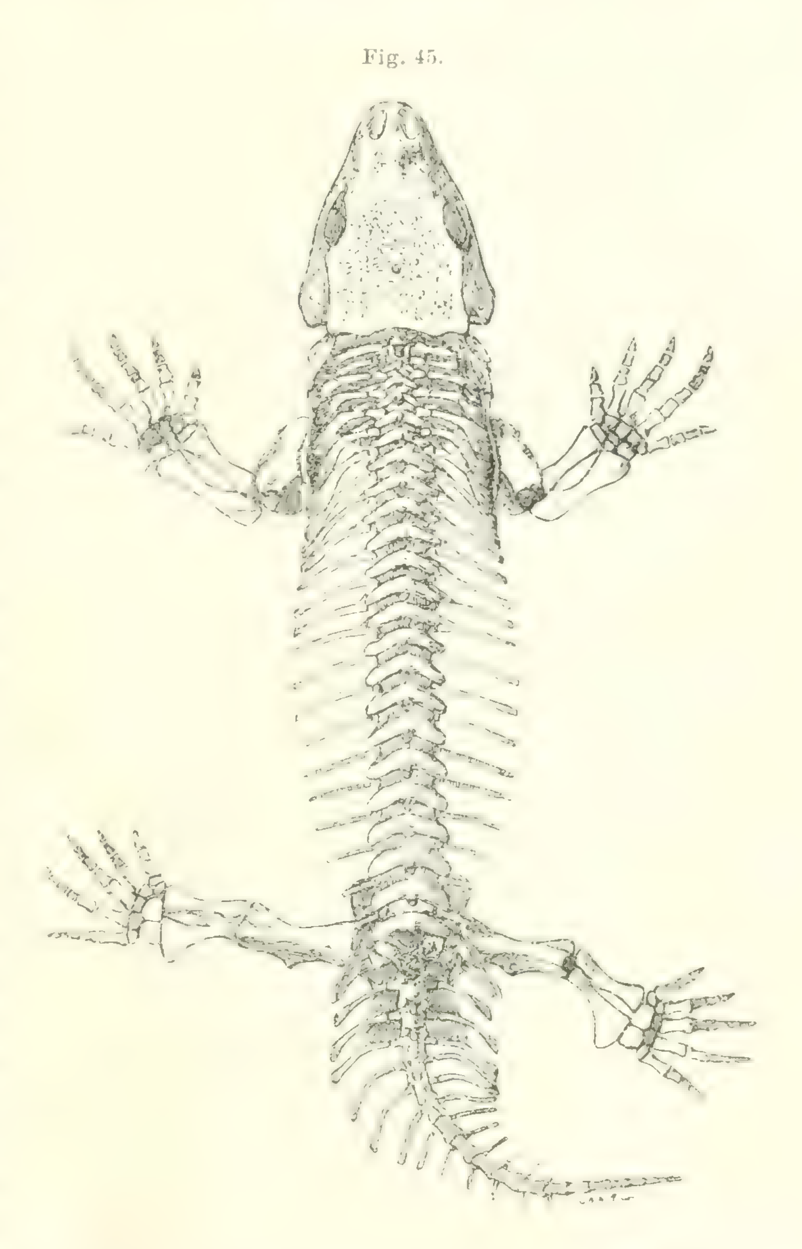
Wie bereits angedeutet, läßt sich Art und Weise der Bezahnung für die Systematik der Cotylosaurier verwenden.

Bei der Gruppe der Pareiasauridae finden sich die Kieferzähne in einer Reihe und es sind dieselben transversal nicht verbreitert. Unter den-

[1]) *S. W. Williston*, American Permian Vertebrates. University of Chicago Press, 1911.

selben, von denen die einzelnen hier angeführten Formen neuerdings wohl mit Recht als Repräsentanten selbständiger Familien [1] angeführt werden, verdient zunächst die permische Gattung Seymouria (Fig. 41, 45) einiges Interesse. Auf einige osteologische Details am Schädel derselben ist bereits oben hingewiesen worden; das Tier, welches einen Kehlbrustapparat wie die Stegocephalen besitzt und dessen Carpus und Tarsus vollkommene Verknöcherung aufweist, dürfte eine Länge von ca. 60 *cm* erreichen; es läßt nach 23 präsacralen Wirbeln nur einen einzigen echten Sacralwirbel konstatieren. Die letztere Eigenschaft wird von dem etwas größeren Limnoscelis geteilt, der im Besitze von 26 präsacralen Wirbeln ist. Auffallenderweise ist hier der Carpus und Tarsus nur unvollständig ossifiziert. Einer der bestbekannten ist der bis 70 *cm* lange Labidosaurus (Fig. 42, 44, 46), bei welchem wie bei Limnoscelis die Prämaxillarien schnabelartig über den Unterkiefer übergreifen; bei dieser Gattung treffen wir 25 präsacrale Wirbel und dann 2 Beckenwirbel. Gegenüber diesen relativ kleinen Vertretern aus dem texanischen Perm steht der plumpe Pareiasaurus aus dem Perm (eventuell unteren Trias) von Südafrika und dem nördlichen Rußland mit seinen 3 *m* Länge wie ein Riese gegenüber. Bei Pareiasaurus, der ca. 20 präsacrale Wirbel besitzt, sind auf dem Rücken 1—3 Reihen plattiger Hautverknöcherungen nachgewiesen worden (Fig. 43).

Fig. 45.

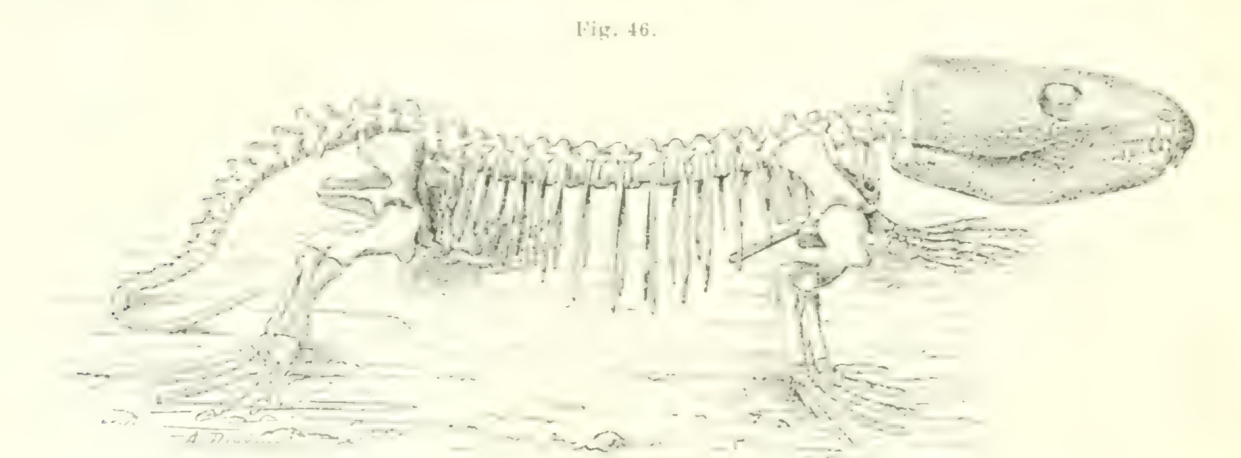


Seymouria Baylorensis *Broili*. Perm, Texas. Restauration des ganzen Skelettes. Die schattierten Teile sind ergänzt. Ca. 1/5 natürl. Größe. (Nach *Williston*.)

[1]) *S. W. Williston*, American Permian Vertebrates. University of Chicago Press, Chicago 1911.

Aus dem germanischen Buntsandstein (Riehen bei Basel) verdient der gleichfalls auf dem Rücken durch Hautknochen geschützte Sclerosaurus Erwähnung und ebenso ist Elginia (Fig. 47) aus der schottischen Trias als eine durch die auf dem Schädeldach hornartig vorspringenden Knochenzapfen sehr absonderlich aussehende Form zu beachten.

Fig. 46.



Labidosaurus hamatus *Cope*. (Ca. 1/5 nat. Gr.) Perm, Seymour, Baylor Co., Texas. Montiertes Skelett in der Münchener Sammlung.



Fig. 47.



Elginia mirabilis *Newton*. Trias von Elgin, Schottland. Der mit [illegible]

Wie bei den Pareiasauridae zeigen sich auch bei der Gruppe der Pariotichidae die seitlichen Kieferzähne nicht verbreitert, sie sind indessen hier in mehr als einer Reihe auf den Kiefern angeordnet.

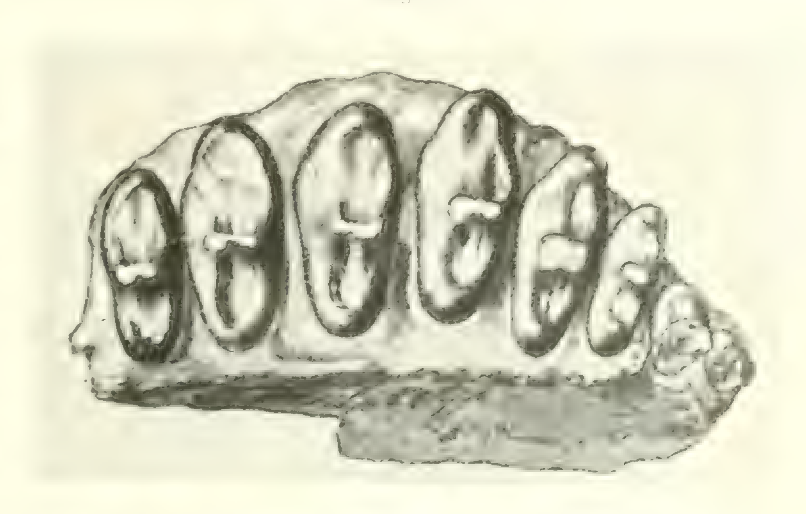
Auch die Pariotichidae sind am besten aus den permischen Ablagerungen von Texas mit meistenteils kleinen Vertretern, wie Pariotichus, Isodectes, Captorhinus, bekannt, bei welch letzteren 2 bis 3 Reihen kleiner Zähnchen auf den Kiefern vorhanden sind; aller Wahrscheinlichkeit nach ist auch 1 deutsche Gattung: Phanerosaurus aus dem mittleren Rotliegenden Sachsens hier unterzubringen.

Die Gruppe der Diadectidae[1]) nun (Fig. 48) besitzt Kieferzähne, deren Kronen quer zur Kieferachse selbst gestellt und dabei verbreitert

[1]) *E. C. Case*, A Revision of the Cotylosauria of North America. Carnegie Institute of Washington, Nr. 145. 1911.

sind, außerdem sind diese überdies meist mit ungleich hohen Spitzen ausgestattet. Diadectes (Fig. 48, 49) selbst kann recht ansehnliche Größe, bis 1·70 *m* Länge, erreichen; der plumpe, breite Schädel ist im Besitze eines auffallend großen Foramen parietale, das mit den kleinen Augenöffnungen seltsam kontrastiert. Die vorderen Rippen weisen distale Verbreiterungen auf, die 5—8 Rippen sind von schmalen Hautverknöcherungen überlagert; die Zahl der präsacralen Wirbel wird auf? 21 bis 24, die der Sacralwirbel auf 2 angegeben.

Fig. 48.



Diadectes fissus *Cope*. Perm, Texas. Kieferfragment mit den quer gestellten Zähnen von oben. Natürl. Größe. (Nach *Case*.)

Neben Diadectes sind Angehörige dieser Gruppe im Perm Nordamerikas allgemein verbreitet (Chilonyx, Bolbodon Animasaurus und andere).

Ungleich kleiner wie Diadectes sind einige bis jetzt aus Europa bekannten Cotylosaurier, die in bezug auf die Bezahnung eine Ver-

Fig. 49.





Diadectes phaseolinus *Cope*. Perm, Texas. Restauration des Skelettes von der Seite und von vorne. Ca. $^1/_4$ natürl. Größe. (Nach *Case*.)

wandtschaft zu Diadectes nicht verkennen lassen, bei denen aber nach *v. Huene*[1]) eine Temporalöffnung vorhanden ist, die mit den Augendurchbrüchen sich vereinigt. Unter ihnen verdient der bis 18 *cm* lange Telerpeton (Fig. 50) aus der schottischen Trias und Koiloskiosaurus aus dem Buntsandstein von Koburg besondere Beachtung. Auch in der südafrikanischen Trias läßt sich ein einem Telerpeton nahestehendes Genus, Procolophon, nachweisen. Mit ziemlicher Sicherheit sind auch die unvollständig bekannten Genera

[1]) *F. v. Huene*, Die Cotylosaurier der Trias. Palaeontographica, 59, 1912.

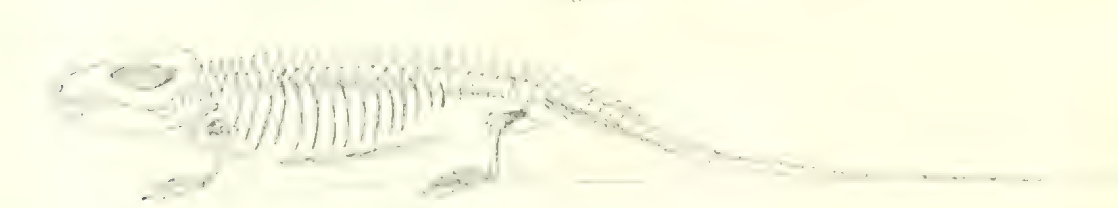
Sauravus[1]) aus dem oberen Carbon und unteren Perm Frankreichs und Eosauravus (Isodectes) aus dem oberen Carbon Nordamerikas den Cotylosauriern anzugliedern.

Aus den vorausgehenden Ausführungen sind die nahen Beziehungen dieser primitiven Reptilien also zu den Stegocephalen leicht ersichtlich, so daß die Annahme gerechtfertigt ist, daß die Cotylosaurier in engem genetischen Zusammenhang zu den Stegocephalen zu bringen sind.

Diese Verwandtschaft äußert sich auch in dem Gesamtbild, das wir uns von Cotylosauriern und ihren Lebensgewohnheiten zu machen haben. Wie die Mehrzahl der temnospondylen und stereospondylen Stegocephalen sind auch die Cotylosaurier kleine bis mittelgroße, in seltenen Fällen auch ansehnliche (Pareiasaurus bis 3 *m*) Tiere von durchwegs plumper Bauart, ihre Bewegungen waren offenbar träge und vielfach dürften auch hier die Extremitäten dem schwerfälligen, dem Boden aufliegenden Rumpf als Nachschieber gedient haben.

In der größeren Mehrzahl scheinen die Cotylosaurier Sumpfbewohner und auf Grund ihrer kräftigen Bezahnung und ihrer vielfach mit Krallen

Fig. 50.



Telerpeton elginense *Mantell.* Aus der mittleren Trias von Elgin, Schottland. Restauration in ca. 1/4 natürl. Größe. (Nach *v. Huene.*)

bewehrten Füße Raubtiere gewesen zu sein. Formen wie Pareiasaurus und Diadectes, welch letzterer wahrscheinlich infolge der Bauart seines Humerus ein Grabtier war, haben nach *Case* mit ihrer eigentümlichen Bezahnung offenbar auch Pflanzennahrung nicht verschmäht.

Ein Hauptunterschied trennt die Unterordnung der **Pelycosaurier** unter den Theromorphen von den Cotylosauriern, nämlich der Besitz eines seitlichen Schläfendurchbruches (? in seltenen Fällen auch zwei) im Schädeldach.

Im übrigen teilen die Pelycosaurier, welche von dem obersten Carbon sich bis in die Trias verfolgen lassen, mit den Cotylosauriern das Foramen parietale, die amphicoelen Wirbel sowie die meisten charakteristischen Eigenschaften im Bau des Schulter- und Beckengürtels, so daß es wohl berechtigt erscheinen dürfte, beide Unterordnungen als gegenseitig nahe verwandt anzusprechen.

In der Familie der Poliosauridae treten uns langgeschwänzte Formen mit niedrigem zugespitzten Schädel, niederen Dornfortsätzen und

[1]) *A. Thevenin,* Les plus anciens Quadrupèdes de France. Annal. de Paléontol., T. V. 1910.

2 Sacralwirbeln entgegen. Verhältnismäßig klein (70 *cm*) ist Poliosaurus; das Genus Varanosaurus (Fig. 51) kann schon 1 *m* Länge erreichen. an dem in eine spitze Schnauze auslaufenden eleganten Schädel lassen sich auf jeder Hälfte des Oberkiefers ca. 50 Zähne nachweisen. Die Zahl der präsacralen Wirbel beträgt 27. Sehr große Dimensionen kommen dem. ebenso wie der vorhergehend genannte. aus dem texanischen Perm stammenden Genus Theropleura zu, der nach den Angaben von *Case* bis 5 *m* lang geworden sein dürfte. Kleiner ist wieder Stereorhachis (ca. 1·50 *m*) aus dem unteren Perm Frankreichs. an dem ebenso wie bei Varanosaurus

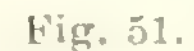


Fig. 51.



Casea Broilii *Williston* (oben). Varanosaurus brevirostris *Williston* (unten). Perm von Texas. Montierte Skelette von oben und von der Seite. Ca. $^1/_8$ natürl. Größe. (Nach *Williston*.)

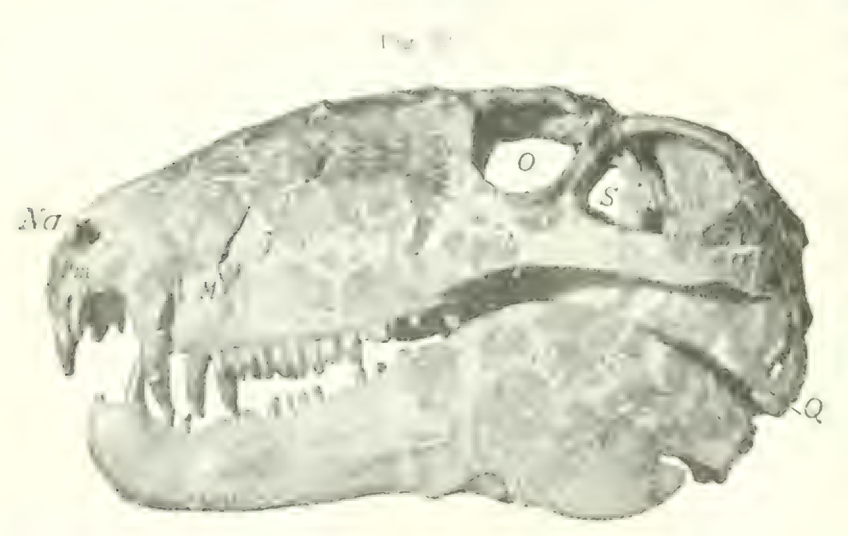
Hautverknöcherungen auf der Bauchseite und Unterseite der Extremitäten beobachtet wurden. Unvollständige Funde lassen darauf schließen, daß die Familie auch im englischen Perm (Oxyodon) und im deutschen Muschelkalk vertreten war.

Auch die Familie der Caseidae umfaßt langgeschwänzte Pelycosaurier mit niederen Dornfortsätzen. aber ihr Schädel ist breit und kurz und am Becken sind die Sacralwirbel entwickelt. Die 4—5 Fuß lange Casea (Fig. 51) aus dem texanischen Perm besitzt nach *Williston* 24 präsacrale Wirbel und nur 11 stumpfe, konische Zähne auf Prämaxillare und Maxillare. Im Gegensatz zu Varanosaurus, der Intercentra zwischen allen Wirbeln aufzeigt, lassen sich solche hier nur zwischen den Schwanzwirbeln

nachweisen. Bei Trispondylus aus den nämlichen Ablagerungen finden sich dieselben aber wieder auch zwischen den präsacralen Wirbeln.

Ganz abweichende, stark differenzierte Pelycosaurier treten uns in der Familie der Clepsydropidae entgegen; die Schädel derselben sind seitlich komprimiert, wobei die Gesichtsregion erhöht ist, zwischen Prämaxillare und Maxillare zeigt sich ein meist zahnfreier Einschnitt; das auffallendste Merkmal aber der mit 3 Sacralwirbeln ausgestatteten Tiere sind abnorm hohe, stark verlängerte Dornfortsätze.

Bei den oben geschilderten Familien der Pelycosauria ist stets nur eine seitliche Schläfenöffnung zur Beobachtung gelangt, hier aber bei Dimetrodon (Fig. 52) kann nach den Untersuchungen von *Case*[1]) auch jederseits ein zweiter kleinerer oberer Schläfendurchbruch entwickelt sein. Am Prämaxillare sowie am Maxillare finden sich einige gewaltige Fangzähne, die Dornfortsätze der ca. 27 Präsakralwirbel bilden rutenförmige Verlängerungen; die Reste von dem kurzgeschwänzten Dimetrodon, welche aus dem Perm von Texas, Neu-Mexiko und dem Indianerterritorium bekannt sind, lassen auf Tiere von bis 3 *m* Länge schließen.



Dimetrodon incisivus *Cope*. Perm, Texas. Schädel von der Seite. Hinter den Augen die große seitliche Schädelöffnung. Der Einschnitt zwischen Prämaxillare *Pm* und Maxillare *M* tritt sehr deutlich hervor. *Na* = Nasenöffnung, *O* = Augen-, *S* = seitliche Schläfenöffnung, *Q* = Quadratum. $^1/_3$ nat. Gr. (Nach *Case*.)

Noch bizzarer aber als Dimetrodon zeigt sich Naosaurus (Fig. 53), bei dem die hohen Dornfortsätze noch seitliche Querfortsätze tragen. Naosaurus, der zuerst im Perm von Nordamerika gefunden wurde, ließ sich später auch im obersten Carbon Böhmens und im Rotliegenden von Sachsen nachweisen.

Neben anderen Formen im Perm Nordamerikas (Tetraceratops, Bathygnathus) scheint die Familie auch im deutschen Buntsandstein (Göttingen) vertreten zu sein (Ctenosaurus). Die Familie der Deuterosauridae ist noch zu unvollständig bekannt, um ihre Stellung im System endgültig festzulegen. Jedenfalls ist es aber von Wichtigkeit, daß auch in der Permformation Rußlands ähnlich organisierte Tetrapoden vorhanden waren.

Wie die Cotylosaurier, mit denen zusammen ihre Reste gefunden werden, dürften die meisten Pelycosaurier Bewohner von Sumpf-

[1]) *E. C. Case*, Revision of the Pelycosauria of North America. Carnegie Instit. Publicat., 55. 1907.

gegenden gewesen sein. Haben wir aber die ersteren als durchwegs plumpe, schwerfällige Tiere kennen gelernt, so ist diese Annahme nur für einen Teil der Pelycosaurier, nämlich die Clepsydropidae, zutreffend. Gattungen, wie Dimetrodon und Naosaurus, die vermöge ihrer abnorm verlängerten Dornfortsätze eine so bizarre Gestaltung erhalten, waren sicherlich in ihrer Bewegung recht träge Tiere. Anders mögen die Verhältnisse bei den Poliosauridae und Caseidae gewesen sein: die schlanke Bauart des Rumpfes, die gestreckten, relativ eleganten Extremitäten dieser langgeschwänzten Pelycosaurier, denen nicht selten auch ein spitz zulaufender Schädel zukommt, wie z. B. Varanosaurus, lassen den Schluß zu, daß diese Familien, die in ihrem Habitus ganz an gewisse Lacatilier erinnern, auch ziemlich behende, agile Tiere gewesen waren. Auf Grund

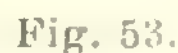
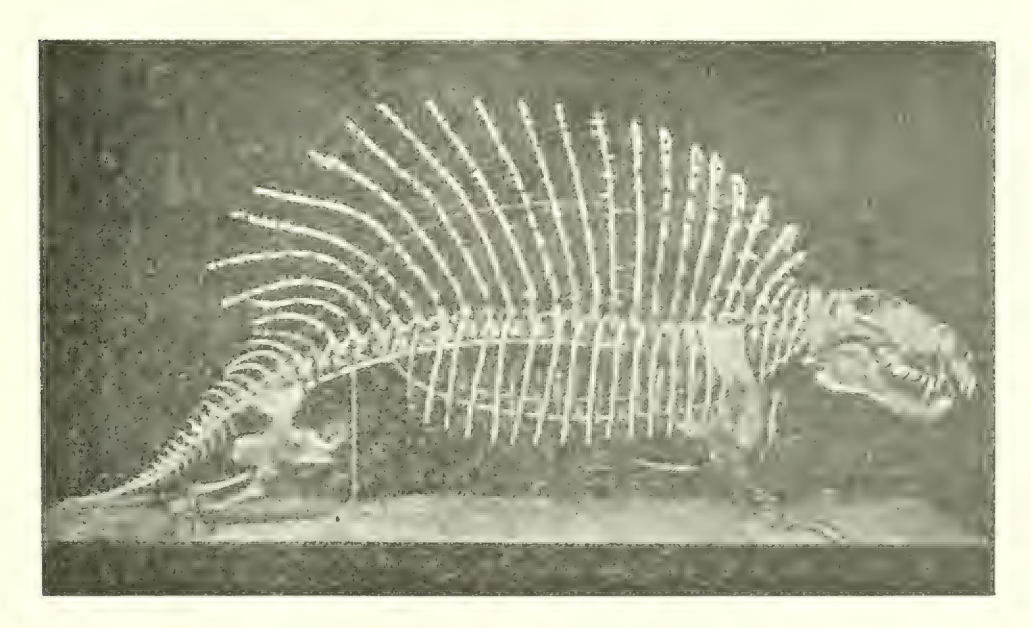


Fig. 53.



Naosaurus claviger *Cope*. Perm, Texas. Montiertes Skelett. Der Schädel gehört zu Dimetrodon. Sehr stark verkleinert. Nach *Case*.

der Bezahnung kann man auch hier erkennen, daß z. B. Dimetrodon ein sehr gefährliches Raubtier, andrerseits z. B. Casea nach den Angaben *Willistons* in der Hauptsache auf Pflanzennahrung angewiesen war.

Die große Ähnlichkeit im Schädelbau einer Gruppe von Reptilien, die mit anderen mehr spezialisierten Formen als **Theriodontia** bezeichnet werden, macht es wahrscheinlich, daß engere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen diesen zu den Pelycosauriern vorhanden sind. Diese „Therocephalia“ (Fig. 54) genannte Gruppe ist ebenso wie die meisten Pelycosauria durch ein Paar Schläfenöffnungen ausgezeichnet, das Foramen parietale ist wie dort groß und ebenso sind die Hinterhauptscondylen einfach. Auch in der Bezahnung läßt sich, wenn wir von spezialisierten Vertretern absehen, eine Ähnlichkeit nicht verkennen, insofern bei beiden einfache konische Zahnformen vorwiegen, welche bei den Therocephalia bereits eine gewisse Sonderung in Schneidezähne, 1—3 Eckzähne und Molaren er-

kennen lassen, welche Verhältnisse auch bereits bei Clepsydropiden unter den Pelycosauriern durch die Lücke zwischen Maxillar- und Prämaxillarzähnen angedeutet erscheinen.

Ein Hauptunterschied aber zwischen beiden neben anderen kleineren Differenzen, die sich sowohl auf der Schädelunterseite als auch an den Extremitäten und deren Gürtel wahrnehmen lassen, besteht darin, daß am Unterkiefer der Therocephalia ein kräftiger Processus coronoideus (Kronfortsatz) auftritt, welcher dem der Pelycosaurier fehlt.

Außer diesen Merkmalen besitzen die Therocephalia amphicoele Wirbel, die Elemente des Schultergürtels und des Beckens sind durch Naht unbeweglich verbunden und ihr Quadratum erreicht eine ansehnliche Größe.

Fig. 53.

A Lycosuchus Vanderrieti *Broom*. Schädel (primitiver Theriodontier) von der Seite. Perm, Südafrika.

B Cynognathus platyceps *Seeley*. Schädel (spezialisierter Theriodontier). Trias. Südafrika. *O* = Auge, *Pm* = Prämaxillare, *Mx* = Maxillare, *Na* = Nasale, *Prf* = Präfontale, *L* = Lacrimale, *J* = Jugale, *Po* = Postorbitale, *Sq* = Squamosum, *P* = Parietale, *Q* = Quadratum, *F* = Frontale, *Ag* = Angulare, *Ar* = Articulare, *D* = Dentale bei Lycosuchus mit großer Proc. coronoideus. (Ca. 1/4 nat. Gr. (Nach *Broom*.)

Fast sämtliche Angehörige der Therocephalia stammen aus dem südafrikanischen Perm (Untere Beauforts beds der Karooformation), sind vielfach auf mangelhafte Reste hin begründet und werden in eine Reihe von Familien zerlegt (Scylacosauridae, Aelurosauridae u. a.). Eine der verhältnismäßig am besten bekannten Formen ist Lycosuchus[1]), dessen Schädel eine Länge von ca. 25 *cm* erreichen dürfte; seine Zahnreihe läßt sich nach *Broom* in 5 „Schneidezähne", 2 ungemein kräftige, hauerähnliche „Eckzähne" und nur einen Molarzahn zerlegen. Von anderen Gattungen besitzt z. B. Alopecodon 8 Incisoren, 2 Eckzähne und 8 Molaren, Scylacosaurus 6 Schneidezähne, 2 Eckzähne und 7 Molaren, Ichtidosaurus 5 Schneidezähne, 2 Eckzähne und 8 Molaren etc.

Diesen primitiven Therocephalia steht eine Gruppe mehr spezialisierter, fast durchwegs zeitlich jüngerer Theriodontia, die Cynodontia (Fig. 54), gegenüber. Der Übergang zu diesen von den Therocephalia wird nach

[1]) *R. Broom*, On analmost perfect skull of a new primitive Theriodont (Lycosuchus Vanderristi). Transact. South-Afric. Philos. Soc., 1903. — On some new Primitive Theriodonts in the South-African Museum. Annals South-Afric. Mus., Vol. IV, 2, 1903. — On the interrelationships of the known Therocephalian genera. Ann. South-Afric. Mus., Vol. IV, Part. VIII, 1908 usw.

Broom von der schon lange bekannten, aber leider recht unvollständig beschriebenen Gattung Inostranzewia aus dem Perm Rußlands, dem permischen Lycosaurus und der untertriassischen Bauria aus Südafrika vermittelt. Hier ist nun die bei den Therocephalia begonnene Sonderung des Gebisses eine ganz vollständige geworden, insofern auf die manchmal gezähnelten Eckzähne entweder dreispitzige Molaren folgen, so daß die ganze Zahnreihe den Habitus eines Raubtiergebisses erhält, oder quer verbreiterte, an den Rändern nicht selten höckerige Mahlzähne sich anschließen.

Als weitere Unterschiede gegenüber den Therocephalia nehmen wir wahr, daß die Cynodontia neben einem kleinen Foramen parietale ein ebenso unbedeutendes Quadratum besitzen, daß ihr Hinterhauptscondylus zweigeteilt ist und daß sie durch Verbreiterung der Maxillaria und Prämaxillaria zum Besitze eines beginnenden sekundären Gaumens gelangen. An dem Schultergürtel findet sich, gleichfalls im Gegensatz zu den Therocephalia, an der Scapula ein ansehnlicher Fortsatz — das Acromion. Im übrigen teilen die Cynodontia mit den letzteren den kräftigen Processus coronoideus am Unterkiefer und die übrigen Merkmale im Skelett, soweit solche von den ersteren bekannt sind.

Die Cynodontia sind bisher nur in Südafrika gefunden, und zwar in den oberen Beauforts beds (Burgherdorp beds), welche zur Trias gerechnet werden; unter der großen Reihe von beschriebenen Gattungen sind erst verhältnismäßig sehr wenige Gattungen vollständiger bekannt geworden und manche Genera sind auf recht dürftige Skelettreste hin begründet. Wie bei den Therocephalia werden auch bei den Cynodontia vielfach einzelne Gattungen als Repräsentanten selbständiger Familien angesehen.

Von einem kleinen Cynodontier stammt der Schädel von Galesaurus, der nur eine Länge von ca. 8 *cm* erreicht. Er ist dadurch merkwürdig, daß die äußeren Nasenlöcher vereinigt am vorderen Ende der Schnauze liegen. Die Frontalia zeigen sich als einziges unpaares Element entwickelt und neben den schmalen, mit einem Foramen parietale versehenen Parietalia liegen die nicht großen Schläfenöffnungen. Auf 4 Paar Schneidezähne, denen 3 Paar am Unterkiefer entsprechen, folgen 2 Paar Eckzähne, denen die seitlich verschmälerten, teilweise dreispitzigen Molaren sich anreihen.

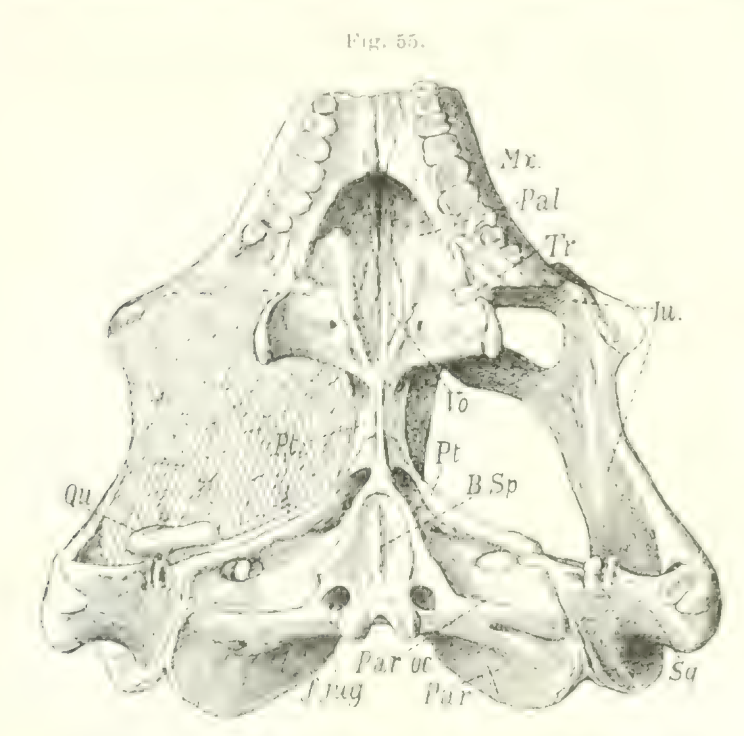
Viel ansehnlichere Vertreter umfaßt die Gattung Cynognathus (Fig. 54), von welcher Schädel bis 40 *cm* Länge bekannt sind. Es liegen an den schmal gebauten Schädeln die Nasenlöcher voneinander getrennt nahe an der Schnauzenspitze; eine kleine Schläfenöffnung kann vorhanden sein, gelegentlich aber auch vollständig fehlen. Die Unterkieferäste, die in der Symphyse verschmelzen, besitzen hohe Coronoidfortsätze. Es sind jederseits 4 Schneidezähne vorhanden, auf diese folgt ein sehr kräftiger, teilweise gezähnelter Eckzahn und dann 9 seitlich verschmälerte, konische, teilweise dreispitzige Molaren.

Von Cynognathus werden 29 präsakrale Wirbel (zwischen den vorderen Intercentra) und 4 (2) Sakralwirbel beschrieben. Am Becken kommt

neben dem Foramen obturatorium zwischen Pubis und Ischium in der Symphyse ein ziemlich großes Foramen pubo-ischiadicum zur Entwicklung.

Im allgemeinen Habitus scheint Diademodon (Gomphognathus[1]) (Fig. 55) Cynognathus sehr zu ähneln, aber der Schädel ist niedriger und namentlich in der hinteren Hälfte beträchtlich breiter und die Schläfenlöcher sind von ansehnlicher Größe. Der Hauptunterschied liegt aber in der Bezahnung: die Molaren (wahrscheinlich mehr als 9) zeigen sich quer verbreitet und sowohl an der Außenseite wie an der Innenseite lassen sich Höcker beobachten.

Fig. 55.



Diademodon Browni *Seeley.* Von unten. Trias, Südafrika. 4/5 natürl. Größe.
Mx. = Maxillare, *Pal.* = Palatinum, *Tr.* = Transversum, *Vo.* = Vomer, *Ju.* = Jugale, *Pt.* = Pterygoid, *B. Sp.* = Basisphenoid, *Par. oc.* = Par. occipitale (Opisthoticum), *Par.* = Parietale, *Q.* = Quadratum, *Sq.* = Squamosum, *f. jug.* = Foramen jugulare. (Nach *D. M. J. Watson.*)

Die Gruppe der Dromasauria ist noch zu unvollständig bekannt, um hier darauf näher eingehen zu können, es sei nur kurz auf das Genus Galepus aus dem Perm Südafrikas hingewiesen[2]), an dessen Schädel seitliche große Augen, halb so große seitliche Schläfenlöcher und ein ansehnliches Foramen parietale vorhanden sind, die Zähne scheinen nach den Angaben *Brooms* im Gegensatz zu den anderen Theriodontiern gleichartig zu sein; als weiteres auffallendes Merkmal wird von dem nämlichen Autor die starke Verlängerung des Squamosum nach abwärts betont, wie wir dieselbe bei den Anomodontiern kennen lernen werden.

Auch die Dinocephalia, von denen Reste aus dem Perm Südafrikas und vielleicht auch aus nordamerikanischem Trias genannt werden, sind in der Hauptsache auf mangelhafte Stücke hin begründet, sie sind mit einem Quadratajugale ausgestattet, das sonst den Theriodontiern fehlt und scheinen von den Therocephaliern zu den Anomodontiern überzuleiten.

Wie die vorher besprochenen Angehörigen der Theromorphen sind auch die Theriodontier Bewohner von Sümpfen, die überwiegende Mehrzahl derselben waren auf Grund ihres Gebisses Raubtiere, auch der äußere Habitus und die Größenverhältnisse scheinen z. B. bei Cynognathus ganz die eines

[1]) *D. M. S. Watson,* The skull of Diademodon with notes on those of some other Cynodonts. Ann. and Magaz. Nat. Hist., Ser. 8, Vol. VIII, 1911.

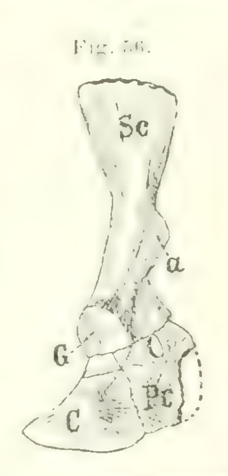
[2]) *R. Broom,* On the structure of the skull in Cynodonts Reptiles. Proc. Zool. Soc. London 1911.

Raubtieres gewesen zu sein, der kleinere Teil, wie beispielsweise Diademodon (Gomphodontia), war herbivor.

Auf die Ähnlichkeit der Theriodontier zu den Säugetieren und unter diesen besonders zu den Monotremata auf Grund des Schädelbaues in bezug auf die Schläfengruben- und Schläfenbogenverhältnisse, die differenzierte Bezahnung, die Gehörgegend, den Doppelcondylus, ferner auf Grund der Beschaffenheit des Schulter- und Beckengürtels und den Bau der Füße ist schon vielfach hingewiesen worden.[1]) Indessen sind die uns bekannten Reste der Theriodontier bereits viel zu hoch differenziert, als daß sie in einem direkten genetischen Zusammenhang mit den Mammalia gebracht werden können, auch sollen, worauf *v. Stromer* [2]) jüngst mit Recht hinweist, die den Säugetieren ähnlichsten Theriodontier keinen Zahnwechsel besitzen.

Immerhin erscheint es nicht ausgeschlossen oder vielmehr wahrscheinlich, daß die Theriodontier den hypothetischen Ursäugern sehr nahe stehen.

Fig. 56.



Schultergürtel (rechte Seite) eines Dicynodontiers. Perm, Südafrika.
Sc = Scapula mit Acromion *a*, *C* = Coracoid. *Pc* = Procoracoid. *G* = Gelenkfläche für den Humerus.
(Nach *Lydekker*.)
Ca. 1/4 nat. Gr.

Von den Theriodontiern führen einzelne Vertreter wie die Dromosauria und die Dinocephalia zu der letzten Unterordnung der Theromorphen, den **Anomodontia**, über. Dem Schädel derselben, der in der Regel sehr weite Schläfen- und Augenöffnungen und ebensolche, zumeist an dem Schnauzenvorderrand gelegene getrennte Nasenlöcher und ein Foramen parietale aufzuweisen hat, verleiht das auffallend große, stielförmig nach abwärts verlängerte Squamosum, dessen untere Seite von der Gelenkfläche des mit ihm meist verschmolzenen Quadratum eingenommen wird, ein ganz charakteristisches Gepräge. Ein weiteres bezeichnendes Merkmal bilden die verschmolzenen, räumlich ziemlich weit ausgedehnten, stets zahnlosen, ursprünglich wohl mit Hornscheiden besetzten Prämaxillaria. Ebenso zeigt sich auf dem Kiefer und Unterkiefer, dem der Processus coronoideus fehlt, die Bezahnung sehr stark reduziert. Wie bei den Cynodontia kommt es auch hier zur Bildung eines sekundären Gaumens, an dem sich aber neben der Prämaxillaria und Maxillaria auch die Palatina beteiligen. Der Hinterhauptscondylus der Anomodontia ist einfach und dreigeteilt. Am Schulter- und Beckengürtel verbinden sich die einzelnen Elemente durch Naht und außerdem ist am ersteren bei verschiedenen Gattungen ein Cleithrum und das von den Cynodontiern her bekannte Acromion an der Scapula noch zur Ausbildung gelangt (Fig. 56).

[1]) *R. Broom,* On the origin of Mammal-like Reptiles. Proc. Zool. Soc. London 1907. — *H. Fuchs,* Über die Beziehungen zwischen den Thermorphen *Copes* bzw. den Therapsiden *Brooms* zu den Säugetieren. Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol., 14, 1911. — *D. M. S. Watson,* The skull of Diademodon with notes on those of some other Cynodonts. Ann. and Magaz. Nat. Hist., Ser. 8, Vol. VIII, 1911.

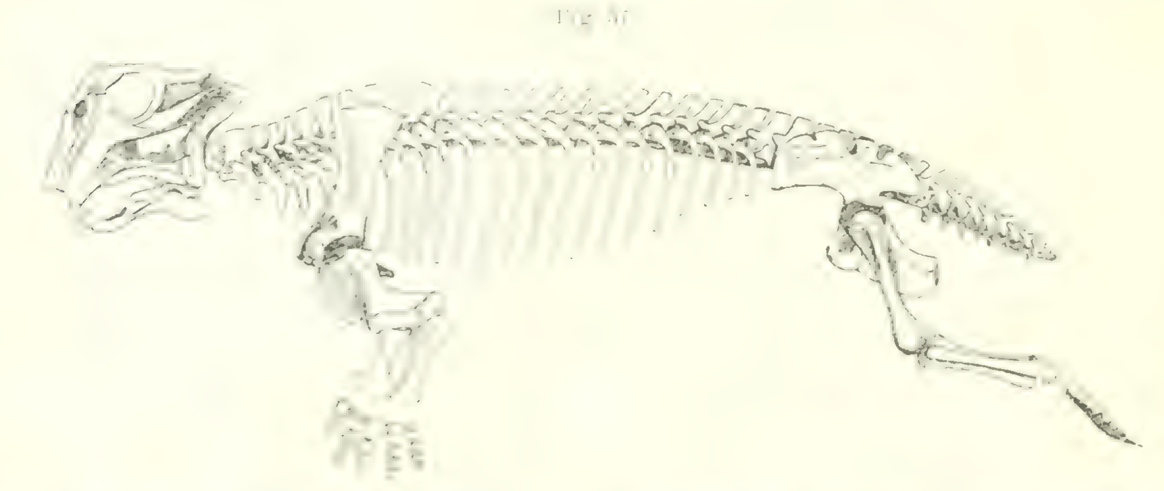
[2]) *Stromer v. Reichenbach,* Lehrbuch der Paläozoologie. II. Wirbeltiere, Teubner 1912. S. 117.

Mit den übrigen Unterordnungen der Theromorphen teilen auch die Anomodontia die amphicoelen Wirbel; es sind vier bis sechs Sacralwirbel entwickelt.

Der bekannteste Vertreter der Anomodontia ist Dicynodon, welche Gattung in einer stattlichen Anzahl verschiedener Art bekannt geworden ist: es handelt sich hierbei um ganz kleine Formen aus dem Perm und der Trias Südafrikas von der Größe einer Ratte bis zu Arten, die bei einer Schädellänge von $^1/_2\,m$ die Dimensionen eines kleinen Flußpferdes erreicht haben. Der Schädel, bei dem die Scheitel- und Stirnregion allmählich mit mehr oder weniger starker Krümmung in die vordere Gesichtspartie übergeht, besitzt lediglich auf dem vorderen Teil der Maxillaria jederseits einen einzigen kräftigen Hauzahn.

Die Angehörigen der Genus Oudenodon aus den gleichen Ablagerungen wie Dicynodon, die völlig zahnlos sind oder nur Rudimente

Fig. 57.



Lystrosaurus latirostris *Owen*. Aus dem Perm Südafrikas. Restauration des Skelettes in schwimmender Stellung in $^1/_8$ natürl. Größe. Mit Ausnahme der Phalangen (die noch von anderen Funden ergänzt sind), der Spitze der Scapula, des Sternum und einiger Rippen, alles von einem Individuum. (Nach *D. M. S. Watson*.)

von Zähnen aufzeigen, stellen mit größter Wahrscheinlichkeit die Weibchen von Dicynodon dar.

Ebenso wie Dicynodon besitzt auch Lystrosaurus (Fig. 57, 58) aus dem südafrikanischen Perm jederseits nur einen mächtigen Hauzahn, aber sein Schädel hat einen sehr winkligen Umriß, der dadurch zustande kommt, daß einerseits die vordere Gesichtsregion gegen Frontal-Parietalregion und diese wiederum gegen das Hinterhaupt unvermittelt abgesetzt ist. Außen liegen die Nasenlöcher weit zurück und in den großen Augenöffnungen ist ein Scleroticalring vorhanden.

Das jüngst von *Watson*[1]) beschriebene, über 70 *cm* lange Skelett von Lystrosaurus dielivis hat 25 präsakrale Wirbel ohne Intercentra, 6 Sakralwirbel und ca. 12 Schwanzwirbel; die Gelenkenden der Extremitäten sind unverknöchert.

[1]) *D. M. S. Watson*, The skeleton of Lystrosaurus. Rec. Alb. Mus., Vol. II, Sep.

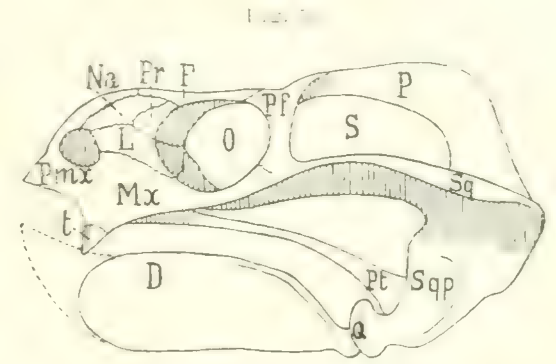
Auch in der schottischen Trias sind die Anomodontia vertreten durch Gordonia (Schädel bis 18 *cm* lang) (Fig. 59), die ähnlich Dicynodon nur bedeutende kleinere Zähne als dieser besitzt, und die völlig zahnlose Geikia.

Möglicherweise lassen sich auch Placerias und Brachybrachium aus der nordamerikanischen Trias hierher stellen.

Eine von diesen Formen etwas abweichende Bezahnung haben Endothiodon und verwandte Genera (Endothiodontidae), die nur aus dem Perm Südafrikas nachgewiesen wurden, welche auf den rückwärtigen Teilen des Maxillare und Unterkiefers eine oder mehrere Reihen von kleinen Zähnchen aufzuweisen haben.

Fig. 58.

Schädel von Lystrosaurus declivis *Owen*. Von der Seite. $1/3$ nat. Gr. Trias (Karooformation). Rhenosterberge, Kapkolonie. (Nach *R. Owen.*)
Sq = Squamosum, *Qu* = Quadratum, *Pa* = Parietale, *Fr* = Frontale, *Ptf* = Postfrontale, *Prf* = Präfrontale, *Ju* = Jugale, *La* = Lacrimale, *Na* = Nasale, *Mx* = Oberkiefer, *Pmx* = Zwischenkiefer, *A* = Augenhöhle, *N* = Nasenloch, *ang* = Angulare, *d* = Dentale, *c* = Eckzahn des Oberkiefers.



Gordonia Traquairi *Newton*. Unt. Keuper v. Elgin, Schottland. Schädel von der Seite.
Pmx = das zahnlose Prämaxillare und der ebensolche Unterkiefer *D*, *Mx* = Maxillare mit einem Zahn *t*, *Na* = Nasale, *Pr* = Präfrontale, *L* = Lacrimale, *Pf* = Postfrontale, *F* = Frontale, *P* = Parietale, *Sq* = Squamosum, *Sqp* = stielförmige Verlängerung derselben, *Qu* = Quadratum, *Pt* = Pterygoid. *O* = Augen-, *S* = Schläfenloch. (Nach *Newton* und *A. S. Woodward*.) Ca. $1/3$ nat. Gr.

Auch die Anomodontia sind kleine bis mittelgroße Tiere, einzelne unter ihnen von der Größe eines kleinen Flußpferdes, dem sie sowohl in bezug auf die schwerfällige Gestalt und wahrscheinlich auch in den Lebensgewohnheiten ziemlich gleichen. Demnach dürften sie für die meiste Zeit sich im Wasser aufgehalten haben. — Lystrosaurus war nach *Watson* durchaus ein Wasserbewohner — und ihre Nahrung bestand im wesentlichen aus Pflanzen, doch haben sie wohl gelegentlich auch Insekten, Mollusken u. dgl. nicht verschmäht.

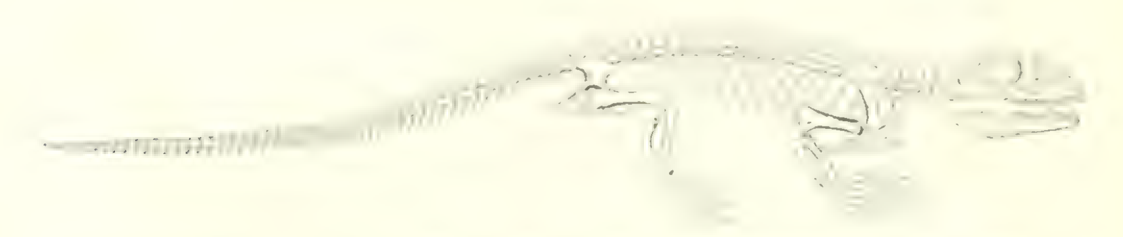
Neben den Theromorphen begegnet uns noch eine weitere Ordnung von Reptilien im Paläozoicum, nämlich die **Rhynchocephalen.** Diese Ordnung, welche nur in der einzigen auf Neuseeland vorkommenden Gattung Sphenodon (Hatteria) einen lebenden Vertreter aufzuweisen hat, hat sich auch im Mesozoicum, aber in beträchtlicher größerer Verbreitung wie in der Jetztzeit und in einer ganz stattlichen Anzahl verschiedener Gattungen nachweisen lassen. Der Habitus dieser Rhynchocephalen ist ein eidechsenähnlicher, aber im Gegensatz zu diesen, wo in der Regel procoele Wirbel

vorwaltend sind, treffen wir hier zumeist solche von amphicoeler Ausbildung an. Ferner besitzen die Rhynchocephalen jederseits zwei knöchern umgrenzte Schläfenöffnungen und ihr Quadratum verbindet sich fest mit Schädel, ihre Zähne sind akrodont und die Unterkieferäste in der Symphyse meist durch Ligamente verbunden. Neben Bauchrippen finden sich in der Haut hornige Schuppen.

Während die Mehrzahl der mesozoischen Formen sich unschwer an Sphenodon anschließen, sind die Beziehungen der Protorosauridae zu den Rhynchocephalen noch nicht völlig geklärt.

Die Protorosauridae bilden eine auf das europäische Perm beschränkte Gruppe von Reptilien, ihr best bekannter Vertreter ist die 40—45 *cm* [1]) lange Palaeohatteria (Fig. 60) aus dem Rotliegenden Sachsens, aber leider ist gerade der wichtigste Teil des Skelettes, nämlich der Schädel, in seiner hinteren Partie derart ungünstig konserviert, daß es sich nicht mit Sicherheit sagen läßt, ob neben der seitlichen Schläfenöffnung noch eine obere vorhanden ist, wie es bei Sphenodon der Fall ist. Zähne treten auf dem Kiefer und dem Palatinum auf und sind dieselben von kräftiger, spitzkonischer Gestalt. Die Chorda persistiert in den die

Fig. 60.



Palaeohatteria longicaudata *Credner*. Rotliegendes, Niederhäßlich bei Dresden. Restauration. Ca. 1/4 natürl. Größe. (Nach *Osborn*.)

Wirbelkörper repräsentierenden amphicoelen Knochenhülsen, die noch von dem oberen Bogen durch Naht getrennt sind; die Zahl der präsakralen Wirbel wird auf 25—27, die der Sakralwirbel auf 2 (3—4?) angegeben. Auch im Extremitätenskelett ist die Verknöcherung eine unvollständige. Das Episternum ist als quer rhombische Knochenplatte mit langem stielförmigen Fortsatz ausgebildet. Die Bauchrippen sind stabförmig. Die nämlichen Verhältnisse wie bei Palaeohatteria herrschen auch bei Protorosaurus, aus dem oberen Perm Deutschlands und Englands, der Schädel zeigte sich nämlich stets so ungünstig erhalten, daß wir uns durchaus kein exaktes Bild davon machen können. Nur so viel läßt sich feststellen, daß dem Schädel ein länglich dreiseitiger Umriß zukommt. Die Zähne auf den Kiefern sind wie Palaeohatteria spitzkonisch und sehr kräftig. Mit den vollständig verknöcherten Wirbelzentren sind die oberen Bogen verschmolzen. Der bis $1^1/_2$ *m* lange Protorosaurus, an dem sich ca. 24 präsakrale und ?3 Sakralwirbel nachweisen lassen, ist noch dadurch auffallend, daß seine Vorder-

[1]) *H. Credner,* Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rotliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden. VII. Zeitschr. d. Deutschen geol. Gesellsch., 1888.

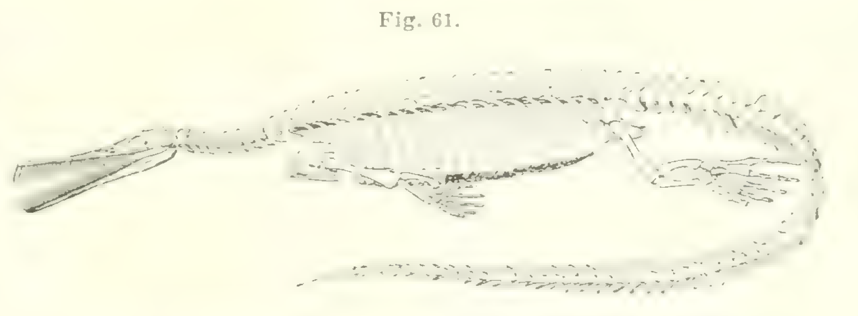
füße länger sind als die Hinterfüße; außerdem verdient er dadurch ein gewisses Interesse, als er eines der am frühesten entdeckten Reptilien darstellt. Das erste Skelett wurde bereits im Jahre 1706 im Kupferschiefer von Suhl in Thüringen aufgefunden und von *Spener* 1710 als Krokodil beschrieben.[1])

Von weiteren Angehörigen der Gruppe scheint Haptodus und Callibrachion aus dem unteren Perm Frankreichs zu Palaeohatteria und Aphelosaurus von dem gleichen Fundort zu Protorosaurus nähere Beziehungen zu haben.

Nach allen gemachten Beobachtungen läßt sich der Schluß ziehen, daß Protorosaurus und sein Formenkreis, obwohl einige Rhynchocephalenmerkmale vorliegen, doch den typischen Vertretern der Ordnung ziemlich ferne steht.

Palaeohatteria und ihre Verwandten — wenn man von dem unvollständig bekannten Schädel absieht — sind hingegen in ihrem Habitus rhynchocephalenartig, jedoch von primitiverem und mehr generalisiertem Gepräge, auch lassen sich viele auffallend gemeinsame Züge mit den Pelycosauriern feststellen.

Fig. 61.



Mesosaurus brasiliensis *Mc Gregor*. Perm, Brasilien. Restauration des Skelettes von der Seite. Ca. 1/6 natürl. Größe. (Nach *Mc Gregor*.)

Den bis jetzt besprochenen Reptiltypen gegenüber ganz fernstehend und fremdartig tritt uns die nur in 2 Gattungen aus dem Perm der Südhemisphäre nachgewiesene Familie der **Mesosauridae** (Proganosaurier) entgegen. Es handelt sich um kleine, 60—70 *cm* große, langgeschwänzte fünfzehige Süßwasserbewohner (Fig. 61): den mit 11 Halswirbeln und 15 Rückenwirbeln ausgestatteten Mesosaurus[2]), der sowohl aus Brasilien wie aus Südafrika bekannt ist, und das Genus Stereosternum, welches 12 Halswirbel und 22 Rückenwirbel besitzt, das bis jetzt nur in Südamerika nachgewiesen wurde. Der langgestreckte Schädel der Mesosauridae weist außer bürstenähnlichen, dichtgedrängten Zähnen auf den Kiefern auch kleine Zähnchen am Vomer auf, die Nasenlöcher liegen weit zurück, leider hat sich infolge ungünstiger Erhaltung der zart gebauten Schädelchen die Zahl der Schläfenöffnungen noch nicht feststellen lassen. Das Becken wird von 2 Wirbeln gestützt. Die plumpen amphicoelen Wirbel tragen ungemein dicke, einköpfige Rippen, außerdem sind Bauchrippen zur Entwicklung gelangt. Die Elemente des Brust- und Beckengürtels zeigen plattenförmige Ausbildung. Infolge der ungenauen Kenntnis des Schädels ist die systematische Stellung der Mesosauridae im System noch unsicher, indessen

---

[1]) *Zittel*, Handbuch der Paläontologie, 3, S. 594. *A. Ch. Spener*, Miscellanea Berolinensia. Berol. 1710, pag. 92.

[2]) *Mc Gregor*, On Mesosaurus Brasiliensis etc. Commissao de Estudos das Minas de Carvão de Pedro do Brazil 1908. Rio de Janeiro. — *H. F. Osborn*, The Reptilian subclasses Diapsida et Synapsida etc. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., I, P. VIII, 1903.

scheint der Bau der Wirbel und der Extremitäten auf eine mögliche Verwandtschaft zu gewissen Nothosauridae hinzuweisen (z. B. Proneusticosaurus und Neusticosaurus).

Schließlich bleibt uns noch die bezüglich ihrer systematischen Stellung noch umstrittene Familie der Paterosauridae (Lysorophidae) zu erwähnen übrig (Fig. 62). Es handelt sich hier um die einzige Gattung Lysorophus, eine kleine, mit sehr kleinen Extremitäten ausgestattete und mit langen Rippen versehene Form aus dem Perm Nordamerikas, an deren solid verknöcherten Schädel sich ein unbewegliches Quadratum befindet und deren Basioccipitale und Basisphenoid ähnlich wie bei Amphisbaena als breite Platten entwickelt sind.

Fig. 62.



Lysorophus tricarinatus *Cope*. Perm. Texas. *A* von der Seite nach *Case*, *B* von hinten nach *Broili*.
So = Supraoccipitale, *Exo* = Exoccipitale laterale, *Sq* = Squamosum, *Q* = Quadratum, *L* = Lacrimale, *N* = Nasenöffnung, *Osp* = Interorbitalseptum (sonstige Bezeichnungen wie früher), *Bo* = Basioccipitale.

Außer der Kieferzahnreihe begegnet uns auf dem Vomer eine zweite Reihe von Zähnchen. Zwischen dem Unterkiefer zeigen sich Gularplatten und weiter rückwärts verknöcherte Kiemenbögen. An den amphicoelen Wirbeln, die nicht mit dem oberen Bogen verwachsen sind, persistiert die Chorda.

Der Autor stellt Lysorophus zu den Reptilien, während *Case* und *Williston* denselben den Amphibien angliedern.[1])

Nach diesen Ausführungen begegnen uns, von einigen selteneren Vorkommen im Obercarbon abgesehen, im Perm gleichzeitig vier heterogene Formengruppen von Reptilien: die Thermomorphen, Rhynchocephalen Mesosauria und die im System noch umstrittenen Paterosauridae (Lysorophidae).

Unter diesen enthalten die Cotylosaurier, welche noch innige verwandtschaftliche Beziehungen zu den Stegocephalen aufzuweisen haben, aus der „Ordnung" der Theromorphen, die nach unseren Anschauungen primitivsten Reptilien überhaupt.

Obwohl eine große Reihe gemeinschaftlicher Merkmale von den Cotylosauriern zu den Pelycosauriern hinüberleitet, so sind diese durch den Besitz von Schläfenöffnungen, welche Eigenschaft ja eigentlich zu den Imponderabilien des Reptilienschädels gehört, ausgezeichnet und damit scharf von denselben getrennt.

Von den Theriodontia scheinen die therocephalen Vertreter die verbindende Rolle zwischen den Pelycosauriern und Cynodontia zu spielen. Was die Anomodontia betrifft, so zeigen sie sich als sehr spezialisierte Reptilien, deren genetische Beziehungen zu den Theriodontiern durch die

[1]) *F. Broili*, Systematische und biologische Bemerkungen zu der permischen Gattung Lysorophus. Anat. Anz., Bd. XXXIII, 1908. — *E. C. Case*, Notes on the skull of Lysorophus tricarinatus. Bull. americ. Mus. Nat. Hist., Vol. 24, 1908. — *E. W. Williston*, Lysorophus a Permian Urodele. Biol. Bull., XV, 1908.

Dromasauria (Galepus) und Dinocephalia wahrscheinlich gemacht wird. Hinsichtlich der Rhynchocephalen läßt sich feststellen, daß die als solche beschriebenen Reste teils unvollständig bekannt sind, teils eine große Ähnlichkeit zu den Pelycosauriern nicht verkennen lassen.

Ganz fremdartig stehen sowohl den Theromorphen wie den Rhynchocephalen die Mesosauria (Proganosauria) gegenüber, die mit Vorbehalt zu den Sauropterygiern in Zusammenhang gebracht werden.

Bezüglich der sehr spezialisierten Paterosauridae sind die Untersuchungen noch nicht zu einem endgültigen Abschluß gelangt.

Aus diesen Bemerkungen geht aber, was schon eingangs betont wurde, hervor, daß die uns bis jetzt bekannten „ältesten" Reptilien keineswegs in Wirklichkeit auch die ältesten sind, sondern daß dieselben wahrscheinlich zur Zeit des Untercarbon, möglicherweise bereits im Oberdevon mit ihrer Entwicklung einsetzten. Wir sehen deshalb, daß das vorhandene Tatsachenmaterial noch nicht ausreicht, um weitere stammesgeschichtliche Fragen zu lösen, und müssen infolgedessen eine mehr abwartende Stellung einnehmen, anstatt Stammbäume zu konstruieren, welche jeder neue Fund umstößt.

In dieser Beziehung sei auf die wirklich goldenen Worte unseres besten und vielseitigsten Reptilkenners, *S. W. Williston* in seinen Permian Vertebrates[1]) hingewiesen: „The chief need in paleontology of the early vertebrates is more facts, many more facts hand I have little faith in any system of classification based upon our present knowledge of these older land vertebrates."

Im übrigen haben wir im Laufe der letzten 10 Jahre über die ältesten Tetrapoden so viel neues und wichtiges kennen gelernt, wie wohl in relativ keinem anderen Zweige der Wirbeltierpaläontologie, und wir dürften wohl zu weiteren Hoffnungen auf neue Funde berechtigt sein, haben ja in analoger Weise beispielsweise auf dem Gebiete der Invertebraten die großen jüngsten Entdeckungen im Cambrium Nordamerikas[2]) die „arme" cambrische Fauna in ganz unverhoffter Weise bereichert und unsere bisherigen Anschauungen darüber von Grund aus geändert.

München, Dezember 1912.[3])

---

[1]) American Permian Vertebrates. University of Chicago Press, Chicago 1911, pag. 2.

[2]) *Ch. D. Walcott,* Cambrian Geology and Paleontology. *Smiths* Miscell. Coll., Vol. 57, 1910—1912.

[3]) Während der Drucklegung erschienen einige wichtige Arbeiten, auf die hiermit verwiesen sei: *S. W. Williston,* 1. Restoration of Limnoscelis. Americ. Journ. Science, Vol. 34. Nov. 1912; 2. Primitive Reptiles: A. Review. Journ. Morphology, Vol. 23, Dezember 1912. — *D.M.S. Watson,* 1. The larger Coal Measure Amphibia. Mem. a. Proc. Manchester Lit. and Philos. Soc., Vol. 57, Part I, Dezember 1912; 2. On some features of the structure of the Therocephalian skull. Ann. and Magaz. Nat. Hist., Ser. 8, Vol. XI, Januar 1913.

Die wissenschaftliche und ökonomische Bedeutung der Teichwirtschaft.

Von **Walter Cronheim**, Berlin.

Im folgenden sei versucht, einige der wichtigsten Ergebnisse auf dem Gebiete der Teichwirtschaft darzustellen. Es muß da zuerst eine Definition der Begriffe Wildfischerei und Teichwirtschaft gegeben werden.

Die Teichwirtschaft arbeitet unter Bedingungen, die eine genaue Kontrolle der Saat und der Ernte ermöglichen. Dies wird dadurch erzielt, daß die Teiche mit einer genau bestimmten Zahl oder einem Gewicht von Fischen besetzt werden, die dann bei dem Ablassen des Wassers wieder kontrolliert werden. Es ergibt sich daraus ohne weiteres, daß die Wasserversorgung des Teiches jederzeit eine willkürliche sein soll, oder daß zum mindesten der Teich vollständig abgelassen werden kann. Denn wir haben auch Teiche, bei denen man für die Wasserversorgung auf die meteorischen Wässer angewiesen ist, sogenannte Himmelsteiche. Das Charakteristische für den Teich ist also die Möglichkeit, das darin befindliche Wasser vollständig abzulassen.

Aus den letzten Ausführungen ersehen wir auch den Unterschied zwischen der Wildfischerei und der Teichwirtschaft. In dieser arbeiten wir mit ablaßbaren Wasserflächen, in jener mit nicht ablaßbaren Wasserflächen, mit Seen, mit Flüssen. Das Eingreifen des Menschen, die eigentliche Bewirtschaftung erstreckt sich eigentlich also mehr auf die Teichwirtschaft. In der Wildfischerei hingegen ist an eine planmäßige Beherrschung des vorhandenen Fischbestandes natürlich nicht zu denken, man wird damit zufrieden sein müssen, die natürliche Entwicklung durch geeignete Maßregeln möglichst zu unterstützen, unter Umständen bei kleineren Objekten sie in ganz bestimmte Bahnen zu leiten.

Die nationalökonomische Bedeutung der Süßwasserfischerei ist eine recht große, jedenfalls viel größer, als von der Mehrzahl der Menschen angenommen wird. Wenngleich die statistischen Angaben uns auf diesem Gebiete noch im Stiche lassen, so kann man doch annehmen, daß die Angaben, die ihren jährlichen Ertrag in Deutschland auf 100 Millionen schätzen, zutreffend, vielleicht sogar noch zu niedrig sind. Damit hat sie den Ertrag der Seefischerei um ein Wesentliches übertroffen, denn dieser kann

nicht höher als mit etwa 40—50 Millionen angesetzt werden. Die Tatsache erscheint außerordentlich überraschend, kann aber nach den statistischen Daten keinem Zweifel unterliegen. Es mag im verflossenen Jahre, in dem aus Anlaß der Fleischteuerung der Seefischkonsum wesentlich begünstigt wurde, der Wert etwas höher ausfallen, jedenfalls ist an der allgemeinen Tatsache nicht zu zweifeln. Als Beweis dessen seien die folgenden Zahlen angeführt. Es wurden in der Nord- und Ostsee einschließlich der Haffe folgende Mengen gefangen:

	1910		1911	
	Menge Millionen *kg*	Wert Millionen Mark	Menge Millionen *kg*	Wert Millionen Mark
Nordsee	ca. 70·3	16·5	74·7	17·5
Ostsee inkl. Haffe	„ 50	11·8	31·3	8·2

Bei diesen Zahlen ist zu bemerken, daß für 1911 der Ertrag der Haffe noch nicht angegeben ist.

Auch über den Umfang der Teichwirtschaft seien einige Zahlen angeführt.

1911 hatte Bayern ca. 26.000 Karpfen- und Salmonidenteiche von rund 15.000 *ha*. Die Fläche der Seen beträgt ohne den Bodensee zirka 13.000 *ha*. In Württemberg beträgt der Umfang der für die Fischerei nutzbaren Seen und Teiche rund 2000 *ha*. Schleswig-Holstein hat etwa 5700 Teiche im Umfang von etwa 4200 *ha*, außerdem 352 Landseen mit zirka 30.300 *ha*. Im Regierungsbezirk Lüneburg sind etwa 4000 Teiche, die eine Fläche von ca. 2000 *ha* bedecken, und diese Teiche befinden sich zum Teil in der Lüneburger Heide. Die Provinz Schlesien enthält etwa 16.000 *ha* Teichfläche. Die Teichfläche Deutschlands wird auf 100.000 bis 125.000 *ha* geschätzt, die Seenfläche Preußens auf ca. 80.000 *ha*. Aus diesen Zahlen, die hier als Beispiele angeführt sind, ergibt sich ohne weiteres, welch gewaltige Wasserflächen in Deutschland vorhanden sind und durch die Wasserwirtschaft ausgebeutet werden oder vielmehr ausgebeutet werden sollten; denn leider ist die Bewirtschaftung unserer Gewässer noch vielfach als eine durchaus mangelhafte zu bezeichnen, teilweise verschuldet durch den Mangel an Erfahrungen, teilweise auch dadurch verschuldet, daß die Resultate der bisherigen Untersuchungen bei weitem noch nicht in dem Maße ausgenützt werden, wie sie es sollten. Es mag dies damit zusammenhängen, daß die Fischer, die Repräsentanten der ältesten Form der Seßhaftigkeit, und ebenso die kleinen Teichwirte zähe am Althergebrachten hängen und denken, daß nur so, wie Vater und Großvater gewirtschaftet haben, ein Arbeiten möglich sei. Der sprichwörtliche Konservativismus des Landwirtes macht sich in der Wasserwirtschaft, die ja einen Zweig der Landwirtschaft bildet, in erhöhtem Maße geltend.

Eine gewisse Berechtigung kann man diesem konservativen Vorgehen insofern nicht absprechen, als ja ein Eingreifen des Menschen in die Vorgänge, die sich im fließenden Gewässer, in Seen abspielen, nur in ganz beschränktem Maße möglich ist.

Bei dem Teich liegen die Verhältnisse anders, doch sind die Untersuchungen, die uns über die physiologischen Verhältnisse des Fisches, über die Vorgänge im Wasser und ihre Beziehungen zu den darin enthaltenen Organismen, zum Boden und zur Luft belehren, jüngeren Datums, kaum älter als ein Menschenalter. Dem entsprechend dringen die nötigen Kenntnisse nur allmählich ein.

Besonders bedauerlich ist es, daß infolge der eben geschilderten Verhältnisse unsere Kenntnisse über die Erträge der süßen Gewässer noch mangelhaft sind, vor allen Dingen, daß wir noch nicht wissen, wieviel auf die Teiche, wie viel auf die nicht ablaßbaren Flächen entfällt. Es hängt dies im wesentlichen damit zusammen, daß die Besitzer entweder nicht genau Buch führen oder ihre Aufzeichnungen nicht zur Verfügung stellen wollen aus Furcht, daß davon ein indiskreter Gebrauch gemacht wird. Die früher aufgeführten Zahlen sind so gewonnen, daß man für die bekannten Flächengrößen einen Durchschnittsbetrag einsetzt, den man naturgemäß lieber zu niedrig als zu hoch veranschlagt.

Besäßen wir genaue Zahlen über den Ertrag der Teiche und der fließenden resp. nicht ablaßbaren Gewässer, so würde man finden, daß jener ständig ansteigt, dieser stabil bleibt oder zurückgeht. Es darf dies auch nicht wundernehmen. Seit Jahren schon wird darüber Klage geführt, daß der Ertrag der Fischerei in fließenden Gewässern, in Seen zurückgeht. Obschon ein genauer Vergleich mit der guten alten Zeit, resp. den früher erzielten Erträgen nicht möglich ist, so kann doch nicht bestritten werden, daß die moderne Entwicklung die Erträge geschmälert hat. Es liegt sehr nahe, die Verunreinigung des Wassers als Ursache anzusehen und die Schuld der Industrie in die Schuhe zu schieben. Doch erscheint es zweifelhaft, ob die Industrie in dem Maße die Schuld trägt, wie vielfach angenommen wird. Gerade in den letzten zehn Jahren hat man sich so energisch gegen die Beeinflussung der Gewässer von seiten der Industrie zur Wehr gesetzt, daß eine entschiedene Besserung zu verzeichnen ist, und es steht zu hoffen, daß, wenn endlich das neue preußische Wassergesetz Tatsache geworden ist, wieder ein wesentlicher Schritt vorwärts getan ist. Vorbildlich ist ja Bayern mit seiner mustergültigen Gesetzgebung vorangegangen. Hoffentlich verschwindet dann auch der dehnbare Begriff, der sich jeder scharfen Definition in den Weg gestellt hat und die Quelle ungezählter Streitigkeiten bildete, daß nämlich die Verunreinigung das Maß des Gemeinüblichen nicht überschreiten dürfe. Selbstverständlich muß eine solche Bestimmung zu Differenzen führen.

Nun muß man allerdings auch zugeben, daß es sich hier vielfach um Interessen handelt, die einander diametral gegenüber stehen. Dabei muß natürlich eines Platz machen, und das wird regelmäßig dasjenige von geringerer nationalökonomischer Bedeutung sein, also in diesem Falle die Fischerei. Andrerseits muß man zugeben, daß die Industrie vielfach rücksichtslos vorgegangen ist und tatsächliche Schäden verursacht hat, die sich hätten vermeiden lassen. Dementsprechend wird es jetzt wohl kaum mehr

vorkommen, daß Abwässer mit direkten Giften, Säuren, Laugen, Schwefelwasserstoff usw. in die Flüsse gelangen. Durch geeignete chemische Behandlung, die nicht einmal besonders große Kosten verursacht, lassen sich diese Körper ausschalten. Abwässer aus Kohlenbergwerken lassen sich durch geeignete Klärbecken so weitgehend reinigen, daß die Menge der mitgerissenen Kohlenteilchen nur noch unbedeutend ist. Kurzum, es wird sich in den meisten Fällen ein Kompromiß zwischen Industrie und Wasserwirtschaft schließen lassen, die ja mit ihrer Forderung eines einwandfreien Wassers auch allgemeinen öffentlichen Interessen, vor allem auch der Hygiene dient.

Freilich läßt sich dies bis jetzt nicht immer ermöglichen, es sei nur an die jetzt so brennende Frage der Abwässer aus Kalibergwerken und Kalifabriken erinnert. Gerade dadurch, daß diese Werke sich auf verhältnismäßig kleinem Raum zusammendrängen und für ihre Ablaugen nur wenige Vorfluter beanspruchen können, ist die Gefahr gegeben, daß diese dadurch einen zu hohen Gehalt an Chlornatrium, Chlormagnesium, schwefelsaurem Magnesium, Chlorcalcium usw. erhalten. Die Befürchtung liegt nahe, daß dadurch das pflanzliche und tierische Leben in diesen Wasserläufen geschädigt wird, ja es läßt sich sogar der Gedanke nicht abweisen, daß dieses Wasser, soweit es zur Berieselung von Ländereien, zum Tränken von Vieh, als Nutz- oder Gebrauchswasser von Menschen dient, für diese Zwecke nicht mehr in Frage kommen kann. Das Dilemma liegt auf der Hand, denn eine Industrie, die derartige Werte produziert, wie die der Kalisalze, kann man nicht ohne weiteres durch Einschränkungen unterbinden. Müssen wir dabei doch bedenken, daß die Kalisalze das einzige Naturprodukt sind, für das bis jetzt wenigstens das Ausland Deutschland tributpflichtig ist, und somit einen wenigstens teilweisen Ausgleich für die anderen Rohprodukte bietet, deren sich andere Länder zu erfreuen haben und die Deutschland für seine Industrie oder Landwirtschaft nicht entbehren kann.

Wie sich aus diesen kurzen Darlegungen ergibt, handelt es sich hier um eine Frage von der größten allgemeinen Bedeutung. Ein Verfahren zur Reinigung der Endlaugen ist bis jetzt noch nicht bekannt. Bei den großen allgemeinen Interessen, die auf dem Spiel stehen, muß jeder Schritt auf das sorgfältigste überlegt werden. Und selbstverständlich muß die Reinigung sich mit verhältnismäßigen Kosten erzielen lassen. Eine Maßregel, wie etwa den Bergwerken den Bau eines Kanals vorzuschreiben, der die Endlaugen direkt in die Nordsee führt, erscheint deshalb ausgeschlossen.

Handelt es sich bei den Abwässern der Industrie vielfach nicht so sehr um direkte Schädigungen wie um indirekte, insofern als Pflanzen- und Tierleben in ihrer Ernährung beeinträchtigt werden, es in letzter Linie also durch Beeinträchtigung der Fischnahrung zu einer Schmälerung des Ertrages kommt, so muß man andrerseits gerechterweise auch zugeben, daß manche industriellen Abwässer sich als nützlich erweisen können. Es sind das die Abwässer, die organische Substanz enthalten, wie die aus Zuckerfabriken, Stärkefabriken, Brennereien oder aus Städten, welche die

Abgänge des menschlichen Haushaltes abführen. Alle diese Abwässer, die in konzentrierter Form infolge des Verbrauches an Sauerstoff, der Bildung giftiger Stoffe, wie Schwefelwasserstoff und Ammoniak, eine schwere Schädigung des Wassers und seiner Insassen darstellen, wirken in der richtigen Verdünnung düngend und bilden eine Quelle reicher Nährkraft des Wassers. In größtem Maßstab trifft dies für Hamburg zu, wie dies die dort ausgeführten langjährigen und umfangreichen Untersuchungen gezeigt haben. Doch gehört zu diesen wohltätigen Einwirkungen eine große Verdünnung, die ja leider nicht immer möglich ist oder erst nach länger dauerndem Fließen zustande kommt. Verdünnung, fast immer bei industriellen Abwässern als ausreichend erwiesen, um etwaige Schädigungen zu vermeiden.

Nicht uninteressant ist, daß auch unterhalb Berlins die Zunahme des Fischertrags in der Spree und Havel auf die Abgänge der Stadt zurückzuführen ist, die direkt in die Flußläufe gelangen, wenn bei überstarken Regengüssen zur Entlastung der Pumpstationen der Kanalisation die Notauslässe in Tätigkeit treten, indirekt insofern die Wässer, die zur Berieselung gedient haben und dann in die öffentlichen Wasserläufe zurückgelangen, nun noch reichlich Nährstoffe enthalten.

Haben wir es bei der Verunreinigung der Gewässer mit einer Einwirkung zu tun, die sich leicht kundgibt und deren Beeinflussung des Fischbestandes eben infolge der äußeren Begleitumständen in ihren Einflüssen eher über- als unterschätzt werden kann, so haben wir es bei der gleich zu besprechenden anderen Ursache mit einem Faktor zu tun, dessen Bedeutung erst verhältnismäßig spät erkannt wurde, aber darum nicht minder bedeutungsvoll ist. Das sind die durch die Wasserbauten verursachten Schäden.

Die Regulierungsbauten an unseren öffentlichen Wasserläufen werden im wesentlichen im Interesse der Schiffahrt und Landwirtschaft ausgeführt. Sie dienen dazu, jener einen möglichst gleichbleibenden Wasserstand auch in der wasserärmeren Jahreszeit und eine möglichst gradlinige Wasserstraße zu gewährleisten, wozu vielfache Geradelegungen ausgeführt werden, diese verlangt eine Abkürzung der Frühjahrs- und Herbstüberschwemmungen, um das den Flußläufen und Wasserstraßen angrenzende Land möglichst vollkommen für landwirtschaftliche Zwecke auszunützen. Oder sie verlangt zu bestimmten Zeiten das nötige Wasser, um Ländereien zu überstauen. Es wird also durch die wassertechnischen Arbeiten hauptsächlich schnellerer Abfluß mit gleichzeitiger Erhöhung des Wasserstandes bezweckt, wodurch die Benützung größerer Fahrzeuge und erhöhte Geschwindigkeit ermöglicht wird. Im wesentlichen bedient sich die Schiffahrt der Maschinenkraft der Dampfer, und wenn auch die Geschwindigkeit eine vorgeschriebene ist, so beobachtet man doch, wie die Dampferwelle an den Ufern hinaufläuft und allerlei im Wasser Befindliches auf das Trockene wirft. Das trifft natürlich auch für den Fischlaich und die ganz junge, schwache und daher hilflose Brut zu und so hört man schon seit langem

die Klage, daß der infolge der Korrektionsbauten zunehmende Dampferverkehr eine arge Schädigung des Fischbestandes bedeute, insofern als der Nachwuchs aufs ärgste beeinträchtigt werde. Diese Beeinflussung findet sicher statt, es erscheint aber doch zweifelhaft, ob man sie sehr hoch einzuschätzen berechtigt ist. Bedenkt man die enorme Fruchtbarkeit der Fische, überlegt man sich, wieviel davon eingehen muß, wenn nicht die überbleibenden aus Mangel an Nahrung zugrunde gehen sollen, so muß es doch sehr zweifelhaft erscheinen, ob diese Schädigung wirklich ins Gewicht fällt. Es verhält sich hier ebenso wie mit der vielfach behaupteten Überfischung der Meere. Was vermögen denn die menschlichen Fanggeräte, die menschlichen Kräfte gegenüber selbst der verhältnismäßig kleinen Fläche der Ostsee? Es bleiben da so große Strecken, die überhaupt nicht befahren und befischt werden können, daß eine wirkliche Beeinflussung der Fruchtbarkeit des Meeres durch den Menschen eben infolge der ungeheuren Vermehrung der Fische ausgeschlossen erscheint. So kann auch die Beeinträchtigung der Vermehrung im Süßwasser durch die Dampfer als übertriebene Behauptung angesehen werden.

Eher könnte man die Befürchtung hegen, daß durch die Veränderungen des Wasserlaufes in seiner Sohle wie an seinen Ufern passende Laichstellen vernichtet werden, wie sie sich überall finden, und geeignete Stellen unzugänglich gemacht werden, die zum Fang dienen. Doch auch diese Befürchtung muß als verhältnismäßig gering bezeichnet werden, denn es wird sich hier um etwas Vorübergehendes handeln, nur um eine Übergangszeit, bis an Stelle der vernichteten neue, geeignete Laich- und Fangplätze sich gebildet haben. Die durch die Wasserbauten erwachsenden großen Schädigungen liegen auf anderem Gebiete. Wie aus dem früheren hervorgeht, ist das Bestreben vorhanden, die Wasserstraße in einen Kanal zu verwandeln, in dem das Wasser schnell, möglichst wenig durch Hindernisse beeinflußt abfließt. Damit werden aber die Existenzbedingungen der Fische aufs wesentlichste beeinträchtigt. Unsere Fische nähren sich teils von Pflanzen, teils von Tieren, was ja durch die Unterscheidung in Fried- und Raubfische deutlich ausgedrückt ist. Die pflanzliche Nahrung besteht aus den Algen und sonstigen Wassergewächsen und Samen, die tierische aus Crustaceen, Insektenlarven, Würmern und kleineren Fischen. Im Wasser wie auch sonst geht das pflanzliche Leben voran, das aus der Kohlensäure und den wichtigen anorganischen Nährstoffen unter dem Einfluß der Sonnenenergie die komplizierten Verbindungen Eiweiß, Fette und Kohlehydrate aufbaut. Die Pflanzen werden dann ihrerseits wieder von den Crustaceen usw. aufgefressen, der Detritus, der aus pflanzlichen und tierischen Leichen und sonstigen Abfällen besteht, wird nicht bloß von den kleinsten Lebewesen aufgenommen, sondern dient auch Würmern, Insektenlarven als Nahrung. Also auch im Wasser beobachten wir den großen Kreislauf, den wir auf dem Lande kennen.

Damit dieser Kreislauf aber schnell vor sich geht, die Vermehrung der Pflanzen und Tiere reichlich eintritt, müssen auch im Wasser wie auf

dem Lande geeignete Bedingungen vorhanden sein. Für das Wasser lassen sie sich dahin charakterisieren, daß neben der Belichtung Durchwärmung und möglichste Ruhe erforderlich sind. Das finden wir aber hauptsächlich an dem flachen Ufer, in der abgeschlossenen Bucht, also alles Verhältnisse, denen die moderne Wassertechnik entgegenarbeitet. Während der alte Flußlauf sich schlängelnd dahinbewegt, vielfache Buchten und tiefe Seitenarme bildet, Inseln und flache Stellen in seinem Laufe beherbergt, die alle die gewünschten Bedingungen erfüllen, sucht man jetzt, wie oben auseinandergesetzt, einen schnellen, möglich geradlinigen Wasserlauf herzustellen, bestrebt man sich, auch die natürlichen Flüsse gewissermaßen in Kanäle zu verwandeln. Dadurch sind aber die Nahrungsbedingungen für die Fische wesentlich beeinträchtigt und somit auch eine Ursache des Rückganges der Erträge gegeben. Gerechterweise muß allerdings anerkannt werden, daß die Erkenntnis dieser Schädigungen noch nicht so weit zurückgeht, und daß die beteiligten Wasserbauverwaltungen neuerdings bestrebt sind, auch ihrerseits Abhilfe zu schaffen. Es ist das vielfach schon dadurch möglich, daß vorhandene Buchten und Seitenarme nicht einfach zugeschüttet werden, sondern in ihrem Zustande erhalten bleiben. Vor allem hat es sich bewährt, Krümmungen, die durch Durchstiche ausgeschaltet werden, in ihrem Zusammenhang mit dem Wasserlaufe zu lassen. Sie zeigen oft ganz überraschend reiche Erträge und dienen dazu, die Ausfälle im eigentlichen Wasserlauf zu kompensieren.

Auch das Ausbleiben der Überschwemmungen hat rechte Nachteile für die Fischerträge im Gefolge. Früher blieben die dem Flußlauf benachbarten Flächen wochenlang überschwemmt. Dadurch wurde der Boden ausgelaugt und die Nährstoffe beförderten das Wachstum der Pflanzen resp. Tiere, das auf diesen doch nur flach überstauten und daher leichter durchwärmten Flächen ohnedies schneller vor sich ging. Auch die Fische suchten die überschwemmten Flächen vielfach gern zum Ablaichen auf, die Brut war hier vor den kannibalischen Gelüsten der artgleichen oder artfremden Stammesgenossen sicherer und fand andrerseits günstige Ernährungsbedingungen, um so schnell die auch im Fischreich kritische, erste Lebensepoche zu überwinden. Mit der weitgehenden Regulierung sind für Deutschland wenigstens alle diese Förderungen der Fische ziemlich vollständig fortgefallen.

Meistenteils sind unsere Flußregulierungen jetzt derartig angelegt, daß der Wasserlauf durch Schleusen in eine Zahl von Abschnitten geteilt ist, jede Wasserhaltung hat dann ihre bestimmte Tiefe, die während der Schiffahrtsperiode aufrecht zu erhalten ist. Damit ist aber ein ziemlich weitgehender Abschluß der einzelnen Flußstrecken gegeneinander verursacht, die Fische können nicht mehr bequem ihren Standort wechseln, es sind also die Insassen einer derartigen Strecke wesentlich aufeinander angewiesen. Daß die dadurch verursachte mangelnde Blutauffrischung wesentliche Schäden hervorruft, vor allem dadurch, daß die Nachkommenschaft degeneriert und Krankheiten gegenüber wesentlich weniger wider-

standsfähig ist, erscheint sehr wahrscheinlich. Die Vorrichtungen, die man an den Schleusen anbringt, um den Fischen den Auf- und Abstieg zu ermöglichen, wie Fischpässe, Fischleitern und ähnliches, erfüllen ihren Zweck doch nur unvollkommen. So wird der Zug der Wanderfische so gut wie vollständig unterbunden.

Ein Beispiel mag die obwaltenden Verhältnisse erläutern. Bremen hat eine Korrektion der Unterweser mit starker Vertiefung vorgenommen, um auch tiefergehenden Schiffen die Zufahrt zur Stadt zu ermöglichen und so die Konkurrenz mit Hamburg zu bestehen. Diese Vertiefung der Sohle hat sich naturgemäß nach dem Oberlauf hin bemerklich gemacht, besonders litt die Landwirtschaft auf das erheblichste und die Klagen waren derartig, daß man Abhilfe schaffen mußte. Dazu wurde oberhalb Bremens bei Hemelingen ein Wehr errichtet, das den Wasserstand oberhalb wieder auf den früheren Stand zu halten erlaubt. Um was für eine Anlage es sich handelt, geht daraus hervor, daß der Höhenunterschied zwischen Ober- und Unterwasser durchschnittlich 4 Meter beträgt.

Ein zweites Wehr, das auch teils durch landwirtschaftliches Interesse, teils durch den Rhein-Weser-Leinekanal bedingt wird, findet seinen Platz bei Dörverden unterhalb Hoya. Es ist nicht so groß wie das bei Hemelingen, bedingt aber immer noch einen Unterschied zwischen Ober- und Unterwasser von 3 Metern. Von Wanderfischen spielt in der Weser neben dem Aal der Lachs eine große Rolle. Es ist ja bekannt, daß der geschlechtsreife Lachs zur Ablage der Generationsprodukte das Meer verläßt und stromauf unter Überwindung großer Hindernisse bis in die kleinsten Rinnsale wandert. Physiologisch ist dies Verhalten bei dem Lachs insofern interessant, als nach den berühmten Untersuchungen von *Miescher* der Fisch bei dieser Aufwärtswanderung keine Nahrung zu sich nimmt, im Gegenteil während der Wanderung die Bildung der Geschlechtsprodukte im wesentlichen auf Kosten der Rumpfmuskulatur stattfindet. Die neueren Untersuchungen können diese Annahme nicht erschüttern. Im Gegensatz zum Lachs sucht der geschlechtsreife Aal das Meer auf, in dessen Tiefen der bis jetzt unbekannte resp. noch nicht beobachtete Laichprozeß vor sich geht. Nachdem *Grassi* und *Calandruccio* etwa 1895 nachgewiesen hatten, daß der als selbständige Art angesehene Leptocephalus brevirostris die Larve des Aals darstellt, konnte *Schmidt*-Kopenhagen in seinen schönen Untersuchungen nachweisen, daß der Laichprozeß nur im Atlantischen Ozean vor sich geht, und zwar in dessen nördlicher Hälfte. Voraussichtlich ist das Sargassomeer eine wichtige Laichstätte. Temperatur und Salzgehalt spielen jedenfalls eine Rolle, ob auch die Tiefe, scheint nach den neuesten Ergebnissen wieder zweifelhaft.

Bei dem Wert, den der Lachs besitzt, und dem Umstand, daß gerade über seinen Fang sehr genau Buch geführt wird, um zu sehen, ob die regelmäßigen Einsetzungen junger Fische dem Rückgang des Fanges Einhalt zu gewähren vermögen, besitzen wir gerade über diesen Fisch sehr genaue Statistiken. Daraus ersehen wir, daß im Durchschnitt der Jahre 1894 bis

1910 jährlich im Wesergebiet 4365 Fische im Werte von 83.000 Mark gefangen wurden. Von diesen Fischen entfielen 3780 Stück auf Sommerlachse, 584 auf Laichfische. Es ist nun anzunehmen, daß durch die beiden oben geschilderten Hindernisse der Aufstieg dieser Fische in die Weser ziemlich unmöglich gemacht wird. Um allen Weiterungen zu entgehen, sind deshalb auch die bestehenden Fischereirechte durch Preußen und Bremen angekauft worden. Welche Werte dabei in Betracht kommen, ergibt sich daraus, daß die beiden Lachsfänge bei Hameln ca. 330.000 Mark gekostet haben.

Bisher dienten die in der Weser, speziell die bei Hameln gefangenen Laichlachse dazu, um das Material zur künstlichen Zucht der Lachse zu liefern. Es war dies um so leichter möglich, als die bei Hameln gefangenen Fische entweder schon laichreif waren oder in wenigen Tagen reif wurden. Wie gesagt ist die Befürchtung vorhanden, daß trotz aller Vorrichtungen doch nur wenige Fische die beiden Wehre passieren und in das Oberwasser gelangen werden, und es ist sehr fraglich, ob die unterhalb des Hemelinger Wehres gefangenen Fische sich zur Gewinnung der Laichprodukte eignen werden. Es ist also die Befürchtung nicht abzuweisen, daß durch eine unabweisbare Maßregel des Wasserbaues eine wichtige Fischart aufs empfindlichste beeinträchtigt wird. Hier spielt auch speziell die künstliche Erbrütung der Eier eine besonders große Rolle, denn ohne eine solche und den dadurch gelieferten Ersatz an jungen Fischen würde der Lachs in den deutschen Gewässern wohl ziemlich verschwunden sein und unsere Forellenzucht mästet ausschließlich Fische, die künstlich erbrütet wurden. Die künstliche Erbrütung der Forelle verdankt man *Jacobi*, der die Vorgänge der natürlichen Befruchtung mit Erfolg nachahmte. Seine Beobachtungen entstammen dem 17. Jahrhundert und wurden 1763 veröffentlicht, sie zeichnen sich durch ihre Genauigkeit und Gewissenhaftigkeit aus, so daß spätere Beobachter nichts Wesentliches mehr hinzufügen konnten. Im wesentlichen besteht das Verfahren darin, die laichreichen weiblichen Forellen durch sanften Druck des Bauches (Abstreichen) ihrer Geschlechtsprodukte zu entledigen. Zu den Eiern von 3—4 Tieren, deren jedes etwa 3—400 Eier liefert, wird das Sperma von etwa 2 Männchen hinzugefügt, das ähnlich wie die Eier gewonnen wird. Alsdann wird gut durchgemischt, am besten mit einer Feder, so daß eine innige Berührung der Geschlechtsprodukte stattfindet, und dann erst Wasser hinzugefügt. Es ist wichtig, die eigentliche Befruchtung mit den nicht angefeuchteten Geschlechtsprodukten vorzunehmen, weil die Eier schnell Wasser aufnehmen, dadurch anschwellen und die Befruchtung erschweren oder gar unmöglich machen. Die Eier werden dann im fließenden Wasser oder wenigstens feucht gehalten, bis das Ausschlüpfen der Fischchen stattfindet. Die Entwicklung ist eine Funktion der Temperatur und geht um so langsamer vor sich, je niedriger diese. Man kann sie also bis zu einem gewissen Grade künstlich beschleunigen oder verzögern. Von besonderer Wichtigkeit ist natürlich die Reinheit des Wassers; abgestorbene

Eier müssen immer baldigst beseitigt werden, um nicht durch Zersetzung die gesunden zu gefährden. Die befruchteten Eier sind zunächst gegen Stoß, Druck und ähnliche Einwirkungen sehr empfindlich, dagegen nach Erscheinen der Augenpunkte viel widerstandsfähiger. Noch bevor der Dottersack verschwunden ist, der bei den Salmoniden verhältnismäßig groß ist und dementsprechend Reservematerial enthält, hat die künstliche Fütterung einzusetzen oder Versetzung in geeignete, nahrungsreiche, natürliche Wässer.

Auch der Aufstieg der jungen Aale (Montée) ist vielerorts unmöglich geworden und man muß diesen Mangel durch künstliche Besetzung ausgleichen. Vielfach benutzt man dazu Montée und es ist sehr interessant, daß der Deutsche Fischereiverein mit Unterstützung der Regierung einen derartigen Bezug in großem Maßstabe ermöglicht hat. Es sind dazu Fangstellen im Südwesten Englands eingerichtet worden, wo die aus dem Atlantischen Ozean einwandernde Montée einige Wochen früher eintrifft als in Deutschland. Speziell hat sich der Severnfluß (Gloucestershire) zum Fang als sehr geeignet erwiesen und seit mehreren Jahren werden jedes Frühjahr viele Millionen junger Aale in die deutschen Gewässer überführt. Es wird sehr interessant sein, die Ergebnisse dieser großangelegten Unternehmung festzustellen.

Alle diese geschilderten Schwierigkeiten treffen natürlich bei der Teichwirtschaft nicht zu. Geeignetes Wasser, sowohl der Qualität wie der Quantität nach vorausgesetzt, richtige Bodenverhältnisse, die die Be- und Entwässerung erlauben, entsprechende wirtschaftliche Bedingungen lassen die Teichwirtschaft überall als möglich und als rentabel erscheinen, denn man muß betonen, daß der Konsum an Süßwasserfischen noch durchaus kein hoher ist und noch nicht einmal durch die eigene Produktion von Deutschland gedeckt wird, so daß an Karpfen aus Österreich wie aus Frankreich noch ein gar nicht unbedeutender Import stattfindet. Das Beispiel des sehr rührig und geschickt arbeitenden Deutschen Seefischerei-Vereines belehrt darüber, daß es durch ein geeignetes Vorgehen recht wohl möglich ist, den Konsum an Fischen noch wesentlich zu steigern.

Nun kann die Teichwirtschaft aber noch eine ganz besondere nationalökonomische Bedeutung für sich beanspruchen. In vielen Fällen findet man Böden, die eine landwirtschaftliche Benutzung nicht mehr lohnen, sei es, daß sie zu arm sind, oder daß ihre Bearbeitung zu hohe Kosten erfordert. Trotzdem bergen diese Flächen noch ganz erhebliche Mengen an Nährstoffen, deren Verwertung nur wünschenswert ist. Diese Verwertung ermöglicht die Teichwirtschaft. Auch sie läßt, wie die Landwirtschaft, neben dem intensiven einen extensiven Betrieb zu, dessen Unkosten — selbstverständlich immer geeignete Bedingungen vorausgesetzt — so gering sind, daß auch der ärmste Boden noch eine Rente abwirft. Bei der so rapide steigenden Bevölkerung von Deutschland muß man immer mehr darauf sehen, die ungenutzt daliegenden Bodenflächen zu verringern. Ebenso wie es gelungen ist, nur durch sorgfältigere Wahl des Saat-

gutes und nachdrücklichere Beseitigung des Unkrautes den Ertrag an Getreide zu steigern, ohne für Düngung höhere Ausgaben zu machen, ebenso muß es gelingen, die Ernte an Fischfleisch ohne wesentliche Verteuerung zu steigern, indem geeignetes Öd- und Unland in Teiche umgewandelt wird.

Es wurde bereits früher auseinandergesetzt, auf welche Weise die Organismen, die die Nahrung der Fische bilden, ihre Entstehung finden. In erster Linie ist das pflanzliche Leben notwendig, das seinerseits neben der Sonnenenergie und der Kohlensäure auch noch die anderen Grundstoffe, wie Kali, Stickstoff, Phosphor, Calcium, Magnesium, Eisen usw. unbedingt nötig hat. Diese Stoffe werden in der Teichwirtschaft wie in der Landwirtschaft dem Boden entnommen, also auch in jener bildet der Boden resp. seine Auslaugungsprodukte die Quelle der Nährstoffproduktion. Je nach der Qualität des Bodens richtet sich der Ertrag. Und es ist interessant genug, daß dieser Ertrag, wofern nicht andere Faktoren ihn beeinflussen, unter normalen Verhältnissen innerhalb so geringer Grenzen schwankt, daß man ihn als konstant ansehen kann. Die normalen Verhältnisse werden durch die übliche Pflege bedingt, die sich im wesentlichen dahin erstreckt, im Winter den Boden trocken liegen zu lassen und es der vereinten Einwirkung des Frostes und der Atmosphärilien zu überlassen, allmählich neue Mengen an Nährstoffen aufzuschließen, im Sommer den Pflanzenwuchs in Schranken zu halten. Es kann unter diesen Umständen auch nicht wundernehmen, daß neu angelegte Teiche in den ersten Jahren höhere Erträge aufweisen, die besonders auf ärmeren Böden nach wenigen Jahren schnell heruntergehen und dann ziemlich gleich bleiben. Die Mengen löslicher oder leichter löslicher Nährstoffe, die sich im Laufe der Zeit angesammelt haben, sind eben schnell ausgelaugt, es steht nur das zur Verfügung, was im Laufe des Jahres zersetzt wird, und unter den üblichen Verhältnissen ziemlich gleich bleibt. Diese gleichbleibende Ernte, die man als den Naturertrag des Bodens bezeichnet, spielt als Ausgangspunkt der Bewirtschaftung eine wichtige Rolle.

Selbstverständlich machte sich bei Zeiten der Wunsch geltend, diese Erträge zu steigern, es beginnen die Bestrebungen, in erster Linie durch Fütterung, später durch Düngung die Ernte zu vergrößern. Auf diesem Gebiete haben die rein wissenschaftlichen, die physiologischen Untersuchungen eingesetzt und speziell für den Karpfen eine Fütterungslehre geschaffen, die jetzt die Aufzucht, soweit Fütterung in Frage kommt, innerhalb recht weitgehend festgelegter Schranken vor sich gehen läßt. Wenn das Interesse sich vorwiegend dem Karpfen zuwendet, so liegt dies daran, daß dies unser Hauptnutzfisch ist. Der Schlei hat erst wesentlich später eine solche Beliebtheit erlangt, daß die Zucht viel intensiver betrieben wurde. Als naher Verwandter des Karpfens gestalten sich die Bedingungen ziemlich ähnlich. Bei den Forellen besteht insofern eine Einschränkung, als die Zucht nur dort mit Erfolg möglich ist, wo reichlich fließendes Wasser zu Gebote steht, andrerseits die künstliche Fütterung eine richtige Mast auf

engem Raume gestattet, wobei das Wasser als Quelle der Naturnahrung gar nicht mehr in Betracht kommt.

Will man die künstliche Fütterung zweckmäßig leiten, so muß man natürlich davon ausgehen, was der Fisch unter gewöhnlichen Umständen aufnimmt. Es ist interessant genug, daß diese einfache Beobachtung erst verhältnismäßig spät angestellt wurde. Jahrzehntelang findet sich die Behauptung, daß der Karpfen, bei dem der Charakter des Raubfisches nicht so deutlich ausgeprägt ist wie etwa bei dem Hecht, der Forelle, sich von Modder, von Schlamm, von Erde nährt. Eine nur flüchtige Durchmusterung des Darminhaltes bei schwacher Vergrößerung zeigte ganz evident, daß der Karpfen sich von Crustaceen, Insektenlarven, Schnecken, Samen usw. nährt und deutet somit auch an, welche Ersatzmittel die künstliche Fütterung gebrauchen müsse. Doch mußten dazu die Vorgänge der Verdauung im Tierkörper erst studiert werden und da beobachtet man einen grundlegenden Unterschied gegenüber dem Warmblüter. Die beiden Klassen der Fische, die man allgemein, allerdings, wie aus dem früher Gesagten ersichtlich, nicht völlig zutreffend als Raub- und Friedfische bezeichnet, unterscheiden sich nach ihren anatomischen Verhältnissen vollständig. Untersucht man Cypriniden, so findet man, daß ihnen im Gegensatz zu Hecht, Forelle usw. ein Organ, das dem Magen entspricht, vollständig fehlt. Bei dem Karpfen sind die Verhältnisse genau untersucht und sicher festgestellt, daß nirgends saure Reaktion herrscht, nirgends ein peptisches Ferment abgeschieden wird. Weder der Oesophagus noch der Vorderdarm gaben bei der sorgfältigsten Prüfung irgendwelche Resultate. Auch die für die Mundschleimhaut in Anspruch genommene diastatische Fähigkeit ist nicht vorhanden. Die Verdauung wird bei den Karpfen nur von dem Hepatopankreas vorgenommen, also von der mit der Leber eng verwachsenen Bauchspeicheldrüse. Es ist recht interessant, daß *Heinrich Weber* bereits 1827 darauf hingewiesen hat, daß die Leber bei den Cypriniden auch die Funktionen des Pankreas auszuführen hat. Die Wirksamkeit des Hepatopankreas wird durch die in der Darmschleimhaut gebildeten Stoffe gesteigert. Bei der Prüfung zeigt sich nun, daß das Hepatopankreas des Karpfens die gleichen Wirkungen ausübt, wie sie vom Pankreas des Warmblüters bekannt sind, d. h. Eiweiß verdaut, Stärke in Zucker überführt, Fette spaltet. Die Galle des Karpfens allein besitzt wenn auch nicht starke, so doch deutliche Wirkung auf Eiweiß und Stärke, steigert hingegen die Wirkung des Hepatopankreas ganz wesentlich.

Diese verdauenden Eigenschaften zeigen sich nicht bloß, wenn man mit den einfachen Körpern, wie etwa Fibrin oder Stärke, arbeitet, sondern auch, wenn man die verschiedenen in Betracht kommenden Nahrungsmittel durchprüft. Es ist bedeutungsvoll, daß sich das Hepatopankreas des Karpfens bei künstlichen Verdauungsversuchen wie auch im Tierversuche dem Pankreas des Warmblüters durchaus ebenbürtig erweist. Nahrungsstoffe, die etwa als Folge nachlässiger Gewinnung bei der Verfütterung weniger zweckmäßig sind, lassen im künstlichen Verdauungsversuch mit den Fer-

menten des Fisches auch eine ähnliche Depression der Ausnützung deutlich hervortreten.

Von besonderer Bedeutung aber und charakteristisch für die Fische ist die Abhängigkeit der Verdauungsfermente von der Temperatur. Es zeigt sich, daß mit zunehmender Temperatur nicht bloß die Menge der Fermente zunimmt, sondern auch ihre Wirksamkeit; und es ist sehr wahrscheinlich, daß das Grundgesetz auch hier zutrifft, wonach eine Temperatursteigerung von 10° eine Verdoppelung der Leistung herbeiführt. Ebenso wie bei abnehmender Temperatur eine Abnahme stattfindet, so daß man bei 0° voraussichtlich ein Minimum antrifft, findet man bei etwa 23° für den Karpfen ein Optimum. Oberhalb dieser Temperatur geht die Wirksamkeit zurück. Man kann sich dies so erklären, daß bei höheren Temperaturen auch die weniger sauerstoffbedürftigen Fische dyspnoisch werden und infolgedessen auch alle anderen Organe in Mitleidenschaft gezogen werden.

Noch einer interessanten Tatsache muß hier gedacht werden, daß nämlich die Verdauungsfermente neben der Temperatur auch noch einem Einfluß unterliegen, der durch die Jahreszeit bedingt ist. Es ist das eine Tatsache, die ja auch für andere Kaltblüter bekannt ist. Die Untersuchungen des Gaswechsels der Karpfen zeigen diesen Einfluß, wie noch zu besprechen, in hervorragendem Maße. Aber auch die Verdauungsdrüse läßt ähnliches erkennen. Es läßt sich wenigstens keine andere Erklärung für die Tatsache geben, daß die Verdauungsdrüsen von Karpfen, die bei normaler Temperatur gehalten werden, im Winter wohl leistungsfähig sind, aber doch Ferment geringerer Stärke absondern als im Sommer bei gleicher Temperatur. Ebenso beobachtet man im Sommer bei der Untersuchung von Teichfischen, daß in den späteren Monaten die Verdauung der Stärke keine so weitgehende ist wie in der Mitte des Jahres, selbst wenn die Temperatur gleich ist.

Der Karpfen besitzt also trotz des fehlenden peptischen Fermentes die nötigen Mittel, um unter normalen Verhältnissen die Nahrung zu verdauen. Die eben geschilderte Abhängigkeit von der Temperatur läuft vollständig parallel mit der seiner sonstigen Organe. Mit abnehmender Temperatur wird der Fisch immer ruhiger, um endlich bei einer Temperatur von 3—4°, wie man sie in den Teichen hat, die zur Überwinterung geeignet sind, in einen lethargischen Zustand zu verfallen, der allerdings nicht als Winterschlaf aufzufassen ist. Die Fische stehen entweder ganz ruhig am Boden mit dem Kopf nach unten oder bewegen sich nur sehr langsam. Alles ist darauf zugepaßt, daß der Verbrauch auf ein Minimum herabgesetzt ist, ebenso wie die Nahrungsaufnahme bei dieser niedrigen Temperatur ja auch gleich Null ist. Der Fisch muß also die ständig vor sich gehenden Lebensäußerungen von den Reservestoffen bestreiten, die besonders beim jungen Tier nicht allzu groß sein können. Sinkt die Temperatur auf Null oder fast Null, so verfällt das Tier in eine Kältestarre, bei der Bewegungen kaum mehr wahrzunehmen sind. Ein Einfrieren des

Fisches bedeutet in der Regel den Tod. Steigt die Temperatur, so wird der Fisch lebhafter und sucht vor allen Dingen nach Nahrung, so daß die Zeit der warmen Sommertage auch gleichzeitig die der intensivsten Nahrungsaufnahme ist. Ist der Fisch nur auf die natürliche Nahrung angewiesen, so findet er jetzt auch mehr Nährorganismen, deren Vermehrung bei der höheren Temperatur auch eine lebhaftere ist. Wird hingegen eine künstliche Fütterung angewendet, so ist mit steigender Temperatur die Menge des Futters zu vergrößern, und es hat sich als sehr ökonomisch erwiesen, sich bei der Berechnung der Futtermengen genau nach der Temperatur zu richten. Bei Temperaturen über 24° beobachtet man dann, daß auch die Futteraufnahme von seiten des Fisches geringer ist.

Nur eine Vorsichtsmaßregel ist bei der Fütterung zu beachten. Bei günstigen Temperaturen findet man eine ständige Nahrungsaufnahme, so daß der Darm stets gefüllt ist. Besteht die Nahrung aus künstlichem Futter, so besitzen die Verdauungsorgane des Karpfens doch nicht die Fähigkeit, die großen aufgenommenen Mengen zu bewältigen. Die Ausnützung der Nahrung geht zurück, damit auch das Wachstum des Fisches und die Rentabilität sinkt. Es hat sich nun herausgestellt, daß die Organismen, die man als Naturnahrung bezeichnet, die Crustaceen, Insektenlarven usw., auch kräftige Fermente in ihren Körpern bergen. Selbstverständlich wird diese fermentative Kraft auch im Darm des Fisches erhalten bleiben und dazu beitragen, die Tätigkeit der Verdauungsdrüsen zu unterstützen. So versteht man es, daß man die Anhäufung von Karpfen auf einer gegebenen Wasserfläche nicht so weit treiben kann, wie sie etwa durch die Bedingungen der Respiration begrenzt sein würde. Es macht sich doch das Fehlen des peptischen Fermentes geltend und auf andere Weise muß für diesen Mangel Ersatz geschaffen werden. Bis jetzt besorgt das die natürliche Nahrung. Vielleicht daß man es auch mit der künstlichen Nahrung erreicht, etwa durch Zufüttern von Verdauungsdrüsen. Verheißungsvolle Versuche im Laboratorium haben die Gangbarkeit dieses Weges erwiesen. Jedenfalls ist und bleibt die Grundlage einer jeden zweckmäßigen Wirtschaft die Bestimmung des Naturertrages, also der Menge an Fischfleisch, die durch die auf einer gegebenen Fläche produzierte Naturnahrung erzeugt werden kann. Bei verstärktem Besatz an Fischen und dementsprechender künstlicher Fütterung kann man etwa den 4—5fachen Ertrag erzielen, damit ist die Grenze dessen erreicht, was von der Nahrung durch die Fermente des Fisches und der Naturnahrung mit Nutzen verarbeitet werden kann.

Auch mit den Methoden des klassischen Stoffwechselversuches hat man mit Fischen Untersuchungen angestellt, doch sind sie an technischen Schwierigkeiten gescheitert. Beispielsweise erwies sich eine längerdauernde Befestigung von Kotbeuteln als unmöglich. Neuere Arbeiten lassen es allerdings als wahrscheinlich erscheinen, daß auch diese Hindernisse sich überwinden lassen. Doch ist es gelungen, auf einem ganz originellen Wege zu Resultaten zu gelangen, die sich trotz der großen Fehlerquellen doch als

ganz leidlich erwiesen haben. Man verfährt dabei folgendermaßen: Die Fische befinden sich in einem Aquarium bekannten Wasservolumens. Sie werden darin gefüttert und bleiben darin wenigstens 24 Stunden, eine Zeit, in der sich der Darm ziemlich vollständig entleert hat. Durch Lüftung sorgt man für die nötige Versorgung mit Luft, ein geringer Zusatz von Salzsäure dient dazu, dem Wasser saure Reaktion zu verleihen und dadurch Verluste an Ammoniak zu verhüten. In dem Wasser befinden sich neben Resten des Futters die Faeces, die man mechanisch möglichst davon trennt, wiegt und analysiert. In Lösung befindet sich neben dem Urin der Anteil, der den Nahrungsstoffen und Kot durch Auslaugen entzogen ist. Die Untersuchung des Wassers ergibt also diese Gesamtmenge. Man sieht schon aus der Beschreibung, daß das Verfahren nur angenäherte Resultate liefern kann, aber sie lassen sich immerhin doch verwenden.

Arbeitet man hingegen mit hungernden Tieren, so läßt sich auf die Weise der Stickstoffumsatz recht genau bestimmen. Da eine Kotentleerung während des Hungerns so gut wie gar nicht stattfindet, so entstammt der Stickstoff, der sich im Wasser findet, ausschließlich dem Urin, gibt also ein Maß der Eiweißzersetzung im Körper. Selbstverständlich muß der Stickstoffgehalt des Wassers bekannt sein und durch sorgfältige Filtration eine Trennung von Haut, Schuppen und anderen Körperteilchen stattfinden. Etwa abgeschiedener Kot muß natürlich auch untersucht werden, denn der darin enthaltene Stickstoff entstammt bei hungernden Tieren ja auch zerfallenem Körpermaterial.

Alle diese Methoden finden ihre Krönung im Respirationsversuch; auch bei dem Fisch liefert uns die Untersuchung des Gaswechsels die genauesten Resultate. Allerdings sind auch dabei die technischen Schwierigkeiten recht groß, denn man muß bedenken, daß die zirkulierende Luft erst das Wasser versorgen muß, um das normale Leben der Insassen zu gewährleisten. Leider sind viele der älteren Untersuchungen auf diesem Gebiete nicht zu verwenden, weil nicht darauf geachtet wurde, den Sauerstoffgehalt des Wassers auf einer genügenden Höhe zu erhalten. Infolgedessen wurden die Fische dyspnoisch und dadurch die Resultate fehlerhaft. Die Technik des Verfahrens ähnelt im übrigen wesentlich den bei Landtieren erprobten mit all den Modifikationen, die dadurch notwendig werden, daß die zirkulierende Luft zum Durchlüften des Wassers dient. Als Verfahren selbst kann nur das Prinzip von *Regnault-Reiset*, nicht das von *Pettenkofer* in Betracht kommen. Es sind allerdings Versuche angestellt worden, mit einer Apparatur zu arbeiten, die man als modifizierte Anwendung des *Pettenkofer*schen Verfahrens ansehen kann. Dabei fließt ständig ein Wasserstrom durch die sogenannte Atemkammer und es wird der Gasgehalt des zu- und abfließenden Wassers bestimmt und daraus der Verbrauch berechnet, doch lassen sich gegen diese Methode solche gewichtige Einwände erheben, daß sie vorläufig noch weniger verwendbar erscheint.

Die Vorsichtsmaßregeln, die bei den Respirationsversuchen zu beachten sind, sind die üblichen, also sorgfältige Berücksichtigung der Tem-

peratur, des Druckes usw. Vor allem muß man bei der Verwertung der Resultate berücksichtigen, daß eine vollständige Ruhelage mit Muskelentspannung natürlich nie vorhanden ist, daß nur eine relative Ruhe zu erzielen ist. Doch läßt sich durch geeignete Vorkehrungen, wie etwa Verdunkelung, ein weitgehender Ruhezustand erzielen. Forellen liegen beispielsweise fast absolut bewegungslos, Karpfen und Schleie auch oder kreisen ganz langsam und auch junge Tiere weisen nur geringe Bewegung auf. Dazu kommt aber noch eine diesen Versuchen eigentümliche Fehlerquelle, die immer wieder neue Irrtümer verursacht. Es ist noch vor gar nicht langer Zeit die Behauptung aufgetaucht, daß die Fische ständig hohe respiratorische Quotienten aufweisen, die zum Teil sogar weit über 1 liegen. Tatsächlich bekommt man auch bei länger dauernden Versuchen bei Zimmertemperatur derartige Werte. Die Aufklärung wurde dadurch gegeben, daß es sich hier um die Ausscheidungsprozesse der Bakterien handelt. Bricht man einen Respirationsversuch nach etwa 4 bis 6 Stunden ab je nach der Temperatur, bei der man arbeitet, so wird man einen Quotienten erhalten, der die Einheit nicht überschreitet, bei hungernden oder jungen Tieren aber beispielsweise recht genau den Wert für Eiweiß resp. Eiweiß + Fett liefern wird.

Setzt man nunmehr den Versuch fort, nachdem man die Fische herausgenommen hat, also nur unter Verwendung des Wassers, in dem sich die Ausscheidungsprodukte sowie Bakterien finden, so beobachtet man nach ganz kurzer Zeit ein Ansteigen des respiratorischen Quotienten, der dann bald die Einheit überschreitet. Aus diesen Tatsachen ergibt sich dann der praktische Schluß, die Dauer von Respirationsversuchen bei Fischen auf 4—6 Stunden zu beschränken. Je höher die Temperatur, desto kürzer die Zeit und umgekehrt, so daß bei Temperaturen, die nahe an Null liegen, auch 24stündige Versuche normale Werte liefern.

Von fundamentaler Bedeutung ist der Befund, daß ebenso wie bei den Warmblütern auch an der Atmung der Fische der elementare Stickstoff nicht beteiligt ist. Wie ja nur verständlich, liegt also kein einschneidender Unterschied zwischen Warm- und Kaltblütern vor. Man findet wohl öfter eine Abnahme des Stickstoffes, die einen Verbrauch vortäuschen könnte, aber ebenso oft wird auch ein Mehr an Stickstoff gefunden. Bei sorgfältiger Arbeit sind die Differenzen klein, erreichen noch nicht 1% der Gesamtmenge, sind also durch die Versuchsfehler ohne weiteres erklärbar.

Zwei große Gesetze haben sich bisher aus dem Zahlenmaterial erschließen lassen, das über die Respiration vorliegt. Bereits bei der Besprechung der Verdauungsvorgänge wurde auseinandergesetzt, daß diese eine Funktion der Temperatur seien. Genau das gleiche beobachtet man bei der Respiration. Auch hier beobachtet man ein der Temperatur durchaus proportionales Ansteigen des Sauerstoffverbrauchs und der Kohlensäureabscheidung. Eine graphische Darstellung dieser Beziehungen gibt eine gerade Linie. Die Verdoppelung für einen Temperaturanstieg von 10° tritt recht deutlich hervor. Wenn der Verbrauch bei Karpfen pro Kilogramm

und 24 Stunden bei 8° etwa 800 *cm*³ betrug, so war er bei 16° etwa 1500 *cm*³, bei 24·8°, der höchsten Temperatur, bei der ein derartiger Versuch ausgeführt wurde, etwa 2600 *cm*³.

Die Abhängigkeit von der Jahreszeit, auf die bereits bei der Verdauung hingewiesen wurde, zeigt sich auch bei der Untersuchung des Gaswechsels. Die im Winter angestellten Versuche zeigen abnorm niedrige Werte, die wohl darin ihre Erklärung finden, daß der an die Winterruhe gewöhnte Fisch, auch wenn eine solche infolge höherer Temperatur nicht eintritt, doch ganz automatisch ein Heruntergehen des Stoffwechsels aufweist. Ganz im Einklang mit dieser Annahme würde dann auch die Tatsache stehen, daß Versuche, die im April bei normaler Temperatur vorgenommen werden, Werte liefern, die ebenso hoch über dem Durchschnitt liegen, wie jene des Winters unter ihm. Man hätte darin den Ausdruck dafür zu sehen, daß der Fisch zu Beginn der wärmeren Jahreszeit mit aller Intensität ein Ausgleichen der durch die Winterruhe verursachten Verluste erstrebt, daher einen erhöhten Stoffwechsel aufweist.

Nicht minder wichtig ist die zweite Gesetzmäßigkeit, die sich feststellen ließ. Wenn man den Verbrauch der Tiere auf die Einheit des Gewichtes, also etwa auf das Kilogramm bezieht, so sieht man, daß er für kleine Tiere viel erheblicher ist als für große, daß aber der Verbrauch nicht dem Gewicht proportional geht. Die Schlußfolgerung lag nun nahe, die Erfahrung, die man bei Warmblütern gemacht hat, auch hier anzuwenden und den Verbrauch auf die Körperoberfläche zu beziehen, und da stellte sich dann eine annähernde Gleichheit heraus. Einige Zahlen mögen dies illustrieren. Bei einer Temperatur von ca. 20° zeigen Fische von 12 *g* Gewicht einen Gesamtumsatz von 39·4 Calorien pro Kilo und 24 Stunden, einen solchen von 9·07 Calorien pro 0·1 m^2 Oberfläche und 24 Stunden. Fische von 370 *g* haben 15·29 Calorien Gesamtumsatz und 10·95 Calorien auf die Oberfläche bezogen. Für Fische von 740 *g* sind die entsprechenden Werte 10·95 und 9·80 Calorien, für solche von 1220 *g*: 8·34 und 8·90 Calorien.

Damit sind die Bedingungen gegeben, um den Nahrungsbedarf zu berechnen. Es mögen hier noch zwei Zahlenreihen aufgeführt sein, die aus den Respirationsversuchen mit denselben Karpfen berechnet sind und die Abhängigkeit von der Temperatur deutlich zeigen.

Der Verbrauch beträgt pro Kilo und 24 Stunden bei Fischen von

	250 *g*	625 *g*
bei 14°	10 Calorien	6·7 Calorien
[illegible]	14·2	8·0
20°	20·3 „	10·5
22°	23·6 „	12·0
24°	27·2	

Dieser Bedarf entspricht also dem Erhaltungsumsatz. Bei Fütterung tritt er jedoch dem gewaltigen Wachstum des Fisches entsprechend in

den Hintergrund und beträgt unter Umständen nur noch ein Zehntel des gesamten Bedarfes. Dagegen macht sich die Verdauungsarbeit auch bei Fischen geltend. Sie ist bei Eiweiß, wie bei den Warmblütern, höher als bei den Kohlehydraten und ist genau wie bei jenen von der Art und Beschaffenheit der Nahrung abhängig.

Weiter hat sich in Analogie mit den Warmblütern ergeben, daß das unentbehrliche Eiweiß doch in seiner Menge wesentlich eingeschränkt werden kann und ein Nährstoffverhältnis von 1:5 nicht schlechtere Resultate liefert als ein solches von etwa 1:3. Nur bei den jungen Tieren empfiehlt sich eine stickstoffreichere Nahrung.

Als ganz besonders bedeutungsvoll hat sich aber erwiesen, auf einen genügenden Mineralstoffgehalt der Nahrung zu sehen. Fehler, die nach dieser Richtung hin gemacht wurden, haben sich auf das empfindlichste gestraft. Ganz sicher ist die größere Hinfälligkeit der Nachkommenschaft auf Mangel an Mineralstoffen zurückzuführen. Es ist interessant, daß dieser Mangel sich vielfach äußerlich durch Verkrüppelung und ähnliche Mißbildungen kundgibt. Und ebenso, wie bei den Warmblütern, erweist es sich nötig, Fischen, die nur zum Konsum gezüchtet werden, eine genügend mineralstoffreiche Nahrung zu geben, um ein frühes Wachstum zu erzielen.

Wie sicher die aus diesen wissenschaftlichen Versuchen errechneten Futtermengen sind, hat sich dadurch erweisen lassen, daß man unter Annahme eines durchschnittlichen Zuwachses Tabellen aufgestellt hat, die für die jeweilige Temperatur den Futterbedarf für eine etwa 100 bis 120 Tage umfassende Wachstumsperiode angeben und sich durchaus bewähren. Theorie und Praxis harmonieren in erwünschtester Weise.

Da sich ferner gezeigt hat, daß bei Verdauung im Fischkörper die Verhältnisse nicht wesentlich anders liegen als bei dem Warmblüter, daß man also die vielfach dort angestellten Untersuchungen benutzen kann, so ist damit die exakte Grundlage für die Fütterungslehre gegeben. Sie ist nur noch durch Bestimmungen des Gaswechsels bei einzelnen Gattungen zu ergänzen. Sehr umfangreiche neuere, noch nicht veröffentlichte Untersuchungen haben ergeben, daß bei den Schleien der Verbrauch ähnlich, nur noch niedriger als bei den Karpfen ist. Wesentlich höher liegt er hingegen bei den Forellen, von denen ja schon lange bekannt ist daß sie außerordentlich viel sauerstoffbedürftiger sind und ein Herabsinken des Sauerstoffgehaltes im Wasser unter etwa $^3/_4$ cm^3 im Liter für sie bereits verderblich wird, während Karpfen und Schleie mit noch viel geringeren Mengen auszukommen vermögen. Das ist auch der Grund, weswegen die Forellen gegenüber höheren Wärmegraden des Wassers leicht so empfindlich sind, nicht weil ihnen die Wärme als solche schadet, sondern weil der Sauerstoffgehalt infolge der erhöhten Temperatur unter die Grenze sinkt, die mit ihrem Leben vereinbar ist.

Von Interesse ist, daß genau wie der Warmblüter so auch der Fisch einen Sauerstoffmangel durch Vergrößerung der Kiemenventilation auszugleichen bestrebt ist. Der Sauerstoffverbrauch selbst ist bis zu einer be-

stimmten recht tief liegenden Größe des Partialdruckes nicht abhängig von dem Druck des im Wasser gelösten Sauerstoffs. Daraus erklärt sich denn auch, daß im fließenden Wasser die Ausnutzung des Sauerstoffs umgekehrt proportional ist der Strömungsgeschwindigkeit und dem Sauerstoffgehalt. Bei dieser relativ weitgehenden Unabhängigkeit vom Sauerstoffdruck ist um so verwunderlicher die Empfindlichkeit gegen Kohlensäure. Sie ist selbst bei ausreichender Sauerstoffzufuhr wesentlich größer als bei Warmblütern. Wenn sich dieser Einfluß im allgemeinen nicht geltend macht, so liegt dies darin, daß es im allgemeinen im Wasser nicht zu hohen Mengen an freier Kohlensäure kommt. Doch mag bei manchem plötzlichen Sterben die Empfindlichkeit gegenüber der Kohlensäure ihre Rolle mitgespielt haben. Daß auch bei den Fischen die Kohlensäure des Blutes als auslösender Reiz der Atmung anzusehen ist, wird jetzt wohl von den meisten Physiologen als richtig angesehen.

Selbstverständlich spielt die Frage nach der Verdaulichkeit, dem Nährwert des Fischfleisches, bei seiner Bewertung für die menschliche Ernährung eine große Rolle. Man hat dabei mit einer vielfach vorhandenen Abneigung zu rechnen, der Abneigung, die sich gegen den „Fischgeruch und Fischgeschmack“ richtet. Dabei ist nun freilich zweierlei zu unterscheiden. Ist dieser Geruch und Geschmack darauf zurückzuführen, daß die Fische nicht frisch sind — leider kann man noch öfters beobachten, daß die den Sinnen sich kundgebende nicht frische Beschaffenheit des Fisches als Charakteristicum der Fische als „Fischgeruch“ bezeichnet wird —, so wird sich natürlich gegen eine derartige Voreingenommenheit ankämpfen lassen und es ist zu hoffen, daß wirklich begründete Abneigung gegen Fischgenuß immer seltener wird. Dagegen ist viel öfter eine ganz spezielle Idiosynkrasie zu beobachten. Physiologisch ist der Nährwert des Fischfleisches nicht zu bezweifeln. Alle Untersuchungen, die vorgenommen wurden, haben nachgewiesen, daß Fischfleisch dem Fleisch der Warmblüter als durchaus gleichwertig anzusehen ist. Im Gegenteil konnte sogar *Pawloff* nachweisen, daß, wenn auch die Menge des durch Sinneswahrnehmungen produzierten psychischen Verdauungssaftes geringer war als bei Fleisch, wohl zusammenhängend mit dem Fehlen der für dieses charakteristischen Riechstoffe, die Menge des chemischen Verdauungssaftes hier größer war. Das trifft sowohl für den Magen- wie für den Pankreassaft zu, so daß im ganzen die Verhältnisse bei Fischnahrung günstiger liegen. Bei eingehenden Untersuchungen hat sich dann auch herausgestellt, daß die immer wieder wiederholte Behauptung, daß Fisch nicht so sättige wie Fleisch, nicht zutrifft. Wurden tatsächlich gleiche Mengen an Nährstoffen aufgenommen, so ist auch die Sättigung ebenso lang dauernd. Nun liegt ein gewisser Mangel der Fischnahrung tatsächlich darin, daß die Menge der Abfälle erheblich größer ist als bei Fleisch, sie beträgt 40—50% gegenüber 30%. Dann muß man auch berücksichtigen, daß der Wassergehalt des Fisches wesentlich höher, etwa um 10%, ist als der des Fleisches und daß bei gleichartiger Zubereitung dieses mehr Wasser verliert als jenes. Werden unter

Berücksichtigung aller dieser Umstände die Nährstoffmengen gleich gemacht, so ergibt sich keine Differenz in der Wirtschaftlichkeit.

Worauf die Ursache des wechselnden Geschmackes der Fische zurückzuführen ist, weiß man noch nicht. Daß die Fütterung und Nahrungsaufnahme mitspielt, ist zweifellos. Daraus ist bereits die praktische Folgerung gezogen worden, ganz abgesehen von anderen Zweckmäßigkeitsgründen, Fische möglichst so lange im fließenden Wasser zu halten, bis sie ihren Darm entleert haben. Auch das Wasser ist sicher mit daran beteiligt. Es ist bekannt, daß Fische aus bestimmten Wässern einen typischen Moder-Schlammgeschmack aufweisen und es ist zu empfehlen, bei der Zubereitung stets die Kiemen zu entfernen, die erfahrungsgemäß gern derartige Geschmackstoffe aufspeichern. Jedenfalls liegt dieser Beobachtung etwas richtiges zugrunde, wenngleich nicht in dem verbreiteten Sinne, daß durch das Wühlen im Schlamm der Fisch einen ähnlichen Geschmack annimmt. Es ist aber kürzlich behauptet worden, daß durch die Aufnahme bestimmter Algenarten, die selbst einen unangenehmen Geruch besitzen, der Fisch den Modergeruch annimmt. Da diese Algen nicht überall vorkommen, so wäre allerdings die Erklärung ganz plausibel und wohl wert, weiter geprüft zu werden. Auf alle Fälle steht aber fest, daß im Fischfleisch ein Nahrungsmittel zur Verfügung steht, das seiner Verdaulichkeit nach dem Fleisch der Warmblüter durchaus gleichkommt und dessen Verbreitung nur erwünscht sein kann.

Daß es für gewisse Krankheiten sich besonders eignet, ist bekannt. So bei der Gicht, weil die Menge der Harnsäure und harnsäurebildenden Bestandteile viel geringer ist. Leider fehlen noch vollständig zuverlässige Untersuchungen über den Gehalt des Fischfleisches an Halogenen, also vor allem an Brom und Jod. Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, daß die geringen Spuren dieser Elemente durch den Fischkörper aufgehäuft werden, genau so wie es beispielsweise bei dem Jod zutrifft. Dieses wird ja von gewissen Seetangen aufgespeichert und findet sich darin in solchen Mengen, daß seine Darstellung auch jetzt noch neben der aus den Mutterlaugen der Chilisalpetergewinnung rentabel erscheint. Finden sich im Fisch größere Mengen von Jod, so wird sicher die Heilkunde davon noch erfolgreichen Gebrauch machen.

Es gibt wohl heutzutage kaum eine menschliche Tätigkeit, die nicht daraufhin geprüft ist, wie weit sie für Sportzwecke in Betracht kommt, und der Sport hat im modernen Leben eine immer größere Bedeutung gewonnen. Daran anschließend hat sich auch die Wissenschaft in immer zunehmendem Maße mit der Bedeutung des Sportes beschäftigt. Es ist eine Physiologie des Sportes entstanden, die trotz der kurzen Zeit ihres Bestehens schon recht Erhebliches geleistet hat.

Sport ist auf dem Gebiete der Fischerei schon recht alt, denn zuletzt ist die Angelei ja nichts anderes als Sport. Nur daß sich allerdings der moderne Angelsport von dem Angeln, wie man ihm vor 30—40 Jahren huldigte, unterscheidet wie etwa ein moderner Hinterlader von dem ersten

Modell. Auch auf dem Gebiete des Angelsports hat England die Anregung gegeben, eine förmliche Wissenschaft hat sich ausgebildet, die darüber belehrt, welche Instrumente bei der einzelnen Fischgattung zu benutzen sind, welche Köder natürlicher oder künstlicher Beschaffenheit, wie die Leine auszuwerfen ist und was dergleichen Feinheiten mehr sind. Im wesentlichen beschränkt sich die sportliche Betätigung auf das Angeln, erwähnt sei, daß aber auch mit bestimmten Netzen gearbeitet wird. Den Anglern verdankt man manche schätzenswerte Bereicherung unserer Kenntnisse, vor allem haben sie aber ihr gut Teil dazu beigetragen, den Wert der Gewässer zu steigern oder den gesunkenen wieder zu heben. Es ist bekannt, daß manche Gegenden, besonders in Norwegen, einen starken Zuspruch haben nur infolge des Vorhandenseins von Gewässern, die sich zum Ausüben des Angelsports eignen. Auch in Deutschland findet man vielfach, daß Gewässer mit gutem Fischbestand durch sportmäßige Befischung eine hohe Verwertung liefern. Im besonderen trifft dies für Forellengewässer zu, die, wenn sie für Sportfischerei geeignet sind, das Vielfache dessen bringen, was sie bei Verpachtung sonst abwerfen. Selbstverständlich sind die Angler auch organisiert, und es muß betont werden, daß die Vereine bestrebt sind, die Sportzwecke durchzuführen und vor allem durch geeignete Pflege und Besatz einem Raubbau vorzubeugen.

So sieht man jetzt in Deutschland auf allen Gebieten der Wasserwirtschaft ein rühriges Bestreben, durch eifrige Tätigkeit auf wissenschaftlichem wie praktischem Gebiete Versäumtes nachzuholen, Neues hinzuzuerwerben.

Über die Gallen der Pflanzen.

Neue Resultate und Streitfragen der allgemeinen Cecidologie.

Von **Ernst Küster** (Bonn a. Rh.).

Da ich erst vor kurzem den Gallen der Pflanzen eine möglichst vielseitige Betrachtung gewidmet habe, bin ich — um mich nicht allzu sehr zu wiederholen — der Aufforderung des Herrn Herausgebers der vorliegenden Sammelberichte in der Weise nachgekommen, daß ich mich beim Abfassen der nachfolgenden Blätter auf Erwähnung der Ergebnisse, welche die letzten Jahre gebracht haben, und auf Mitteilung neuer Theorien beschränkt habe; ausführlicher habe ich diejenigen neuen Resultate behandelt, die erst nach dem Abschluß meines 1911 erschienenen Gallenbuches [1]) veröffentlicht worden sind und habe mit ihrer Mitteilung den Bericht über eigene, bisher nicht publizierte Beobachtungen verbunden.

Literaturnachweise gedenke ich im folgenden nur mit großer Beschränkung zu geben und verweise auch dieserhalb auf die soeben erwähnte zusammenfassende Schrift.

I. Gallen und gallenähnliche Gebilde; Begriffsumgrenzung.

Als Gallen oder Cecidien sind alle diejenigen durch einen fremden Organismus veranlaßten Bildungsabweichungen zu bezeichnen, welche eine Wachstumsreaktion der Pflanze auf die von dem fremden Organismus ausgehenden Reize darstellen, und zu welchen die fremden Organismen in irgendwelchen ernährungsphysiologischen Beziehungen stehen.

Die Beziehungen zwischen den gallenerzeugenden fremden Organismen und den gallentragenden Pflanzen laufen in der überwiegenden

[1]) *Küster*, Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911, S. Hirzel. Die in den vorliegenden Bericht aufgenommenen Abbildungen, die dem zitierten Buch entstammen, sind mit einem *, die aus meiner pathologischen Pflanzenanatomie, Jena 1903, G. Fischer, entnommenen mit zwei ** gekennzeichnet.

Mehrzahl der Fälle unverkennbar auf Parasitismus hinaus: Die Gallenwirte, d. h. die zur Gallenbildung angeregten pflanzlichen Organismen werden von den Gallenerzeugern geschädigt: denn diese entziehen jenen bald mehr, bald minder ansehnliche Stoffmengen, da die Gallenerzeuger von der Substanz des Wirtes sich nähren und beträchtliche Substanzmengen für den Bau der Galle verloren gehen; seitens der Gallenerzeuger werden die Wirtspflanzen für diesen Verlust in keiner Weise entschädigt. Bei bescheidener Invasion seitens der Parasiten mag der von den Gallenerzeugern gestiftete Schaden wohl ein recht geringer sein; siedeln sich gleichzeitig sehr viele Parasiten auf einem Individuum an, so kann die Schädigung für die Existenz und Entwicklung des Wirtes bedrohlich werden. Was die Pilze betrifft, so ist der von gallenerzeugenden Formen angerichtete Schaden im großen und ganzen wohl ebenso hoch einzuschätzen wie der von anderen pflanzenpathogenen Arten gestiftete; was die Gefährdung der Wirtspflanzen durch Tiere betrifft, so ist die Wirkung nur ausnahmsweise so deletär wie z. B. bei der Schädigung der Weinrebe durch die gallenerzeugende Reblaus, und die Substanzverluste, welche Schnecken, Raupen, Lamellikornier und andere zur Gallenerzeugung nicht befähigte Tiere den Wirtspflanzen beibringen, sind ganz erheblich größer als die mit der Gallenbildung verbundenen.

Sehr gering ist die Zahl derjenigen Gallen, bei welchen das Verhältnis zwischen Gallenerzeugern und Gallenwirten nicht als Parasitismus schlechthin abzutun ist. Die Bakterien, welche an den Wurzeln der Leguminosen die schon seit *Malpighi* bekannten Knöllchen hervorrufen, sind ohne Zweifel zu den Gallenerzeugern zu rechnen; ihre Tätigkeit und ihre Symbiose mit den Leguminosen bringt diesen aber wichtige Vorteile. Ähnlich steht es mit den Gallenprodukten gewisser wurzelbewohnender Pilze und vielleicht auch den „Bakterienknoten", die an den Blättern tropischer Rubiaceen und Myrsineen gefunden worden sind.[1] Gallen, deren Entwicklung dem Gallenwirt Nutzen bringt, hat man als Eucecidien bezeichnet.

Wichtig scheint es mir, in der Definition des Gallenbegriffes ernährungsphysiologische Beziehungen zwischen dem fremden Organismus und den von ihm hervorgerufenen Wachstumsprodukten zu fordern. Wenn in fleischigen Blättern Fliegenlarven minierend ihren Weg zurücklegen, und hinter ihnen die Miniergänge mit Callusgewebe sich füllen, so liegt offenbar keine Gallenbildung vor, denn der minierende Organismus wandert weiter, kommt nicht zu den mit Callus gefüllten Gängen zurück und unterhält also auch zu dem abnormen Gewebe, dessen Entstehung offenbar durch seine Tätigkeit veranlaßt worden ist, keinerlei ernährungsphysiologische Beziehungen. Manchmal kann es aber bei ähnlichen Gebilden schwer werden, die Grenze zwischen Galle und Nichtgalle zu finden; Phytomyza ilicis frißt in den Blättern von Ilex aquifolium ansehnliche „Plätze" mit oft sternförmig gelapptem Umriß aus; oben und namentlich unten bleiben

[1]) Vgl. namentlich *H. Miehe*, Javanische Studien. Leipzig 1911.

Epidermis und mehrere Lagen Parenchym erhalten, und diese beginnen an manchen Stellen stark zu proliferieren; es entstehen ansehnlich große Callushäufchen, und wenn an gegenüberliegenden Stellen der oberen und unteren Gewebslamina die Calluswucherung einsetzt, wachsen diese beiden zusammen wie Pfropfreis und Unterlage und bilden an der Verwachsungsstelle dicke Gewebeschwielen, die bei makroskopischer Prüfung oft schon durch ihren reichlichen Anthocyangehalt kenntlich werden. Es ist keineswegs ausgeschlossen, daß die Calluswucherungen auch den Tieren, durch deren Einwirkungen sie zustande gekommen sind, gelegentlich als Nahrung dienen und damit nach der soeben gegebenen Definition den Charakter von Gallenbildungen annehmen.

Vielleicht wäre es zweckmäßig, von Gallen nur dann zu sprechen, wenn eine ständige örtliche Vereinigung zwischen dem abnormen Produkt des Gallenwirtes und seinem parasitisch lebenden Erzeuger erkennbar ist; doch ist daran zu erinnern, daß Notommata Wernecki, ein Rotator, die unregelmäßig gestalteten Behälter, die es für sich an den Fäden der Vaucherien erzeugt, und an deren Gallennatur nicht zu zweifeln ist, gelegentlich und vorübergehend verlassen kann.

Weitere Schwierigkeiten in der Umgrenzung des Gallenbegriffes entstehen dann, wenn die Wirtspflanze zwar mit gallenähnlichen Produkten fremde Organismen umgibt, diese letzteren aber die Gewebeschwellung ihres Wirtes verlassen, noch bevor sie dazugekommen sind, in deutlich erkennbare ernährungsphysiologische Beziehungen zu jenen zu treten. Lestes viridis legt seine Eier an Pflanzen verschiedener Art ab; um die Eier entstehen unscheinbare Gewebewucherungen. Die Larve verläßt die „Galle“ sofort, nachdem sie aus dem Ei geschlüpft ist. *Thomas* nennt solche Gebilde Procecidien und definiert diese als „das Produkt der mit Hypertrophie verbundenen Reaktion eines jugendlichen Pflanzenteiles auf eine örtlich vorübergehende Einwirkung eines zweiten Organismus, welche kurz ist im Vergleiche zur Dauer der Entwicklungszeit der letzteren“.[1])

Verwandt mit diesen Erscheinungen sind wohl auch die Umwallungen, die an der Anheftungsstelle mancher Lepidopterencocons von der vegetabilischen Unterlage gebildet werden (Monema flavescens).

Metacecidien sind gallenartige Gebilde, die zwar durch Parasiten an Pflanzen hervorgerufen werden, an diesen aber erst dann erkennbar werden, wenn die Parasiten den Wirt bereits verlassen haben. *de Stefani* hat derartige Nachwirkungen an Citrus nach Besiedelung durch Cocciden beobachtet.[2])

Schließlich sind noch die Pseudocecidien zu erwähnen; sie machen bei den Bemühungen um eine zweckmäßige Begriffsumgrenzung erhebliche Schwierigkeit. Bei den abnormen Wachstumsreaktionen der Pflanzen, die

---

[1]) *Fr. Thomas,* Cecidologische Notizen, I. Entomol. Nachrichten, 1893, Bd. 19, S. 289.

[2]) *de Stefani,* Alterazioni tardive d'alcune piante per influsso di insetti. Marcellia, 1905, Bd. IV, S. 147; vgl. auch *Küster*, 1911, a. a. O.

als Gallen bezeichnet werden, sehen wir, daß bestimmte Wachstumsvorgänge gesteigert, andere gleichzeitig nicht selten gehemmt werden. Nun können auch dadurch, daß ausschließlich Wachstumshemmungen eintreten, abnorme Organformen an den infizierten Gewächsen zustande kommen: für Gebilde dieser Art hat *Thomas* den Terminus Pseudocecidien[1] eingeführt. Es wird nicht immer leicht zu entscheiden sein, ob ein abnormes Gebilde als Pseudocecidium oder als echte Galle s. str. zu bezeichnen ist.

II. Die gallenerzeugenden Organismen.

Aus welchen Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches, zumal aus der Klasse der Insekten und Milben einerseits, aus der Klasse der Pilze andrerseits die Gallenerzeuger sich rekrutieren, ist schon seit langem bekannt, und wenn auch die Forschungsarbeit der letzten Jahre mit viel Einzelheiten bekannt gemacht und namentlich für die tropische Gallenflora, aber auch an einheimischen Wirtspflanzen eine sehr stattliche Zahl von neuen, bisher unbekannten Gallenerzeugern kennen gelehrt hat, so mangelt es doch auf diesem Gebiete an Ergebnissen, die uns mit prinzipiell Neuem bekannt gemacht hätten. Ich verweise daher auf die cecidologischen Handbücher, die über die wichtigsten tierischen und pflanzlichen Gallenerzeuger Aufschluß geben[2] und begnüge mich damit, über die neuen Untersuchungen, die sich mit gallenerzeugenden Bakterien beschäftigen, hier kurz zu berichten.

Bakteriengallen dreierlei Art lassen sich unterscheiden:

1. Eucecidien (s. o.) wie die an den Wurzeln der Leguminosen erzeugten. Ihre Bedeutung für die Wirtspflanze ist schon seit langem Gegenstand resultatreicher Forschungen, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll.

Die Besiedelung der Wirtspflanze durch die knöllchenerzeugenden Bakterien erfolgt fast ausnahmslos an den Wurzeln: an diese bleiben die Bakterien dauernd gebunden. Jedes Wirtsindividuum wird an seinen unterirdischen Organen von den Bakterien neu infiziert. Hierin vor allem unterscheiden sich die Eucecidien der Leguminosenwurzeln von der folgenden Gruppe, den

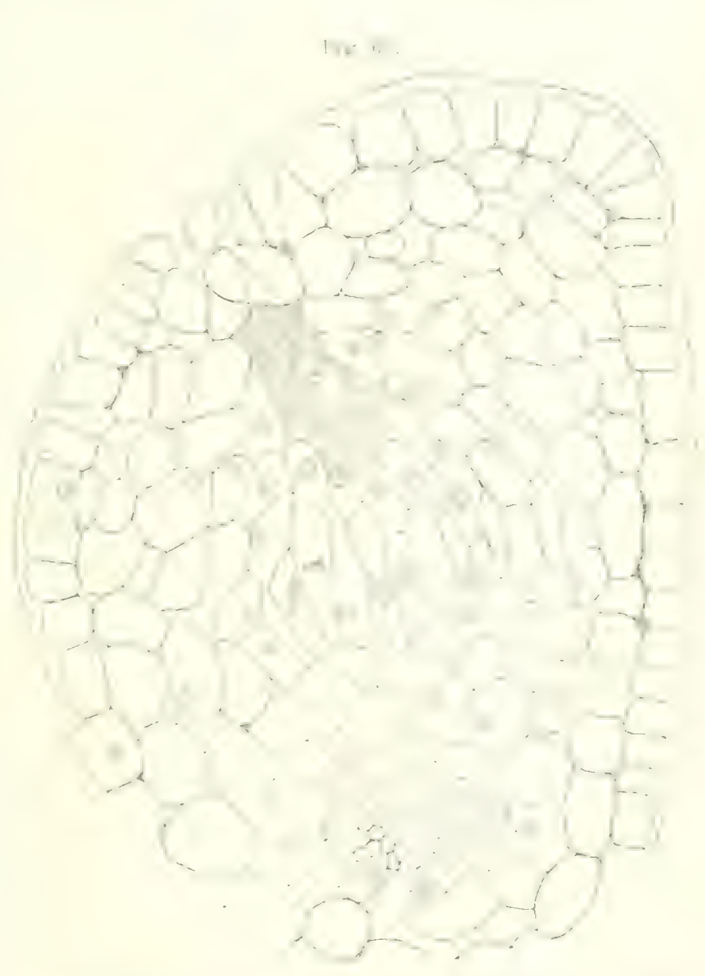
2. Blattknoten: sie treten an den Blättern zahlreicher tropischer Rubiazeen und Myrsinazeen auf und erscheinen an ihnen als makroskopisch deutlich wahrnehmbare Schwellungen, deren wahre Natur — die Blattknoten der Myrsinazeen sind früher als Glandulae albuminiferae be-

[1] *Fr. Thomas*, Die Dipterocecidien von Vaccinium uliginosum mit Bemerkungen über Blattgrübchen und über terminologische Fragen. Marcellia, 1902, Bd. 1, S. 146.

[2] Vgl. namentlich *C. Houard*, Les zoocécidies des plantes d'Europe et du bassin de la Méditerranée. Paris 1909, T. 2. *Ew. H. Rübsaamen*, Die Zoocecidien, durch Tiere erzeugte Pflanzengallen Deutschlands und ihre Bewohner, 1911 (bisher eine Lieferung erschienen). *H. Ross*, Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nordeuropas. Jena 1911; *E. Küster*, Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911.

schrieben worden — erst jüngst durch die Untersuchungen *Zimmermanns* und *Miehes* klargelegt worden sind.[1])

Für die Bakterienknoten der Ardisien hat *Miehe* den vollständigen Zyklus ihrer Entwicklung ermitteln können. Schon sehr jugendliche Blätter werden von den Bakterien (Bacterium foliicola), die, an den Vegetationspunkten verborgen, die Räume zwischen den jungen Organen füllen, besiedelt; durch eine am Blattrand befindliche hydathodenähnliche Spalte dringen sie ein und nehmen eine mit Sekret erfüllte, unter der Eingangspforte liegende Lacune des Wirtsgewebes für sich in Anspruch. Die Zellen des Wirtes werden nach der Besiedlung zu kräftigem Wachstum angeregt; die unter der Hydathode liegenden Zellen wuchern, so daß die Eingangspforte verschlossen wird; auch die übrigen in der Nachbarschaft der Bakterienlacune liegenden Zellen strecken und teilen sich (vgl. Fig. 63) und lassen eine „Galle" entstehen, deren Erzeuger und Bewohner dauernd intercellular in ihrem Wirte sich verbreiten.



Querschnitt durch einen jugendlichen Blattknoten (Bacterium foliicola) auf Ardisia crispa. (Nach *Miehe*.)

Die Organe der Blüten tragen niemals Bakterienknoten, obwohl auch an den Vegetationspunkten der Blütenanlagen sich Bakterien finden. Auf irgend einem Wege finden diese den Weg in die Samenanlagen; in allen Samen finden sich Bakterien, die somit der nächsten Generation sogleich auf den Weg gegeben werden. Bakterienfreie Ardisien sind bisher niemals gefunden worden.

Die Bedeutung der Bakterienknoten für die Wirtspflanzen ist zwar bisher noch nicht klar, doch liegt die Vermutung nahe, daß es auch bei ihnen um Euceci dien sich handele.

[1]) Vgl. *A. Zimmermann*, Über Bakterienknoten in den Blättern einiger Rubiazeen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. XXXVII, S. 1. *H. Miehe*, Javanische Studien. Abhandl. d. sächsischen Ges. Wiss., 1911, Bd. XXXII, Nr. IV, S. 399. Über Symbiose von Bakterien mit Pflanzen. Biol. Zentralbl., 1912, Bd. XXXII, S. 46. Ferner: *F. C. v. Faber*, Über das ständige Vorkommen von Bakterien in den Blättern verschiedener Rubiazeen. Bull. Départm. de l'Agricult. aux Indes, 1911, Nr. XLVI. *F. Boas*, Zwei neue Vorkommen von Bakterienknoten in Blättern von Rubiazeen. Ber. d. D. Bot. Ges., 1911, Bd. XXIX, S. 416.

3. Cecidien schlechthin, die von Bakterien erzeugt sind, kannte man vor einer Reihe von Jahren nur in geringer Anzahl. *Smith*[1]) hat den Nachweis erbracht, daß Bakteriengallen im Pflanzenreiche außerordentlich verbreitet sind, und sich nicht nur „von den Salicaceen bis zu den Kompositen", sondern bei allen diesen Wirten als die Produkte der näm-



Fig. 64.

[illegible] auf den Blättern von Chrysanthemum frutescens. (Nach *Smith*.)

lichen gallenerzeugenden Mikroben (Bacterium tumefaciens) sich finden oder experimentell erzeugen lassen. Auf die Struktur dieser Bakterien-

[1]) *E. F. Smith*, Crown gall on plants. Phytopathology, 1911, Vol. I, pag. 7; The structure and development of crown gall. A plant cancer. U. S. Departm. of Agric., Bur. of Pl.-Ind., Bull., Nr. 225. Washington 1912; Pflanzenkrebs versus Menschenkrebs. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XXXIV, 1912, S. 394.

gallen werden wir namentlich noch im letzten Kapitel zurückzukommen haben. Fig. 64 zeigt Blattgallen, die *Smith* an Blättern von Chrysanthemum frutescens durch Impfung mit Bakterienmaterial erzielt hat.

„Tuberkeln“ an europäischen Pflanzen sind seit langer Zeit bekannt (Pinus halepensis, P. cembra, Olea europaea, Nerium oleander u. a.); erfolgreiche Impfungen hat *Tubeuf*[1]) ausgeführt. Von einer so erstaunlichen Pleophagie, wie sie die erwähnten Erzeuger der amerikanischen „Kronengallen“ erkennen lassen, ist für die aus europäischen Bakteriengallen gewonnenen Mikroorganismen nichts bekannt.

4. Wenn die von *Zeijlstra*[2]) unlängst veröffentlichten Mitteilungen über *de Vries'* Oenothera nanella zutreffend sind, handelt es sich bei dieser als Mutation gewonnenen neuen „Art“ um eine durch Bakterieninfektion und -durchwucherung gewonnene pathologische Wuchsform: in den Geweben der Pflanzen sind Partien zu finden, deren Zellen mit Bakterienmassen angefüllt sind.

Oenothera nanella ist von ganz niedrigem Wuchs, oft nur 20—30 *cm* hoch und blüht schon, wenn sie eine Höhe von 10—15 *cm* erreicht hat; dazu kommen Anomalien im Blütenbau, namentlich Sterilität der Antheren. Es liegt nahe, die Form als ein Pseudocecidium (siehe oben), hervorgerufen durch Bakterien, anzusprechen.

III. Die äußere Gestalt der Gallen.

Es empfiehlt sich, auf ihre äußere Gestalt hin die Gallen einzuteilen in organoide und histioide[3]); organoid sind diejenigen Gallen, welche aus mehr oder minder deutlich erkennbaren Organen bestehen und wegen ihrer organischen Gliederung als kormophytisch betrachtet werden können; die histioiden Gallen stellen Gewebeschwellungen dar, die zwar sehr umfangreich, nicht selten auch gegliedert werden können, aber niemals eine Gliederung in Achse, Blatt und Wurzel erkennen lassen und insofern kleinen Thallomen vergleichbar werden.

Organoide Gallen.

Zu den organoiden Gallen gehören alle diejenigen, die z. B. durch abnorme Verzweigung, abnorme Stellung der Blätter, Metamorphose der Blätter und Blüten oder Neubildung von Organen (Adventivwurzeln, Adventivblättern, Adventivsprossen) an den vegetativen Teilen der Pflanze oder in ihrer Blütenregion zustande kommen.[4])

---

[1]) *v. Tubeuf*, Knospenhexenbesen und Zweigtuberkulose der Zirbelkiefer. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtsch., 1910, Bd. VIII, S. 1; 1911, Bd. IX, S. 25.

[2]) *H. H. Zeijlstra*, Oenothera nanella *de Vries*, eine krankhafte Pflanzenart. Biol. Zentralbl., 1911, Bd. XXXI, S. 129.

[3]) *Küster*, Über organoide Gallen. Biol. Zentralbl., 1910, Bd. XXX, S. 116.

[4]) Eine ausführliche Darstellung der verschiedenen Gallenformen, die zu den organoiden zu stellen sind, habe ich a. a. O. 1911, S. 85 gegeben.

Gleichviel ob es sich um eine Blütenvergrünung, um einen „Wirrstrauß" (Eriophyes dispar auf Populus tremula), um Adventivblättchen oder Adventivwurzeln (Eriophyes fraxini auf Fraxinus ornus, bzw. Mayetiola poae auf Poa nemorosa) oder um irgend welche Triebspitzengallen handelt, — immer zeichnen sich die Gallen gegenüber den normalen Teilen durch besondere Häufung der Organe aus. Andrerseits sind mir nur sehr wenige organoide Gallen bekannt, bei welchen sich nicht mit den Veränderungen, die in Zahl und Stellung der Organe zum Ausdruck kommen, qualitative Abweichungen irgend welcher Art kombinierten: die Blätter der Gallen sind anders geformt, das Verhältnis zwischen Stiel und Breite, auch der Verlauf der Nerven, die Serratur des Randes u. a. m. sind anders als unter normalen Verhältnissen.

Vergleichen wir die Organbildung an organoiden Gallen mit der normalen, so geben sich Erscheinungen kund, die auch außerhalb des Reiches der Gallen bei pathologischer Gestaltung der Pflanzenorgane ihre Rolle spielen, bei den Gallen aber mit besonderer Deutlichkeit erkannt werden und durch die Mannigfaltigkeit, mit der sie zum Ausdruck kommen können, besonders interessieren.[1])

Weitaus die Mehrzahl aller organoiden Gallen kommt dadurch zustande, daß irgend welche Mannigfaltigkeiten, die bei der normalen Organentwicklung und Ausgestaltung sich bekunden, getilgt werden. Bei den Vergrünungen nehmen die Blumenblätter, die Staub- und Fruchtblätter nicht wie unter normalen Verhältnissen andere, sondern die gleiche Beschaffenheit an wie die Kelchblätter — oder die Glieder sämtlicher Kreise der Blüte werden zu ähnlichen Organen, wie sie in der Laubblattregion anzutreffen sind, so daß wichtige Unterschiede zwischen dieser und der Blütenregion, durch welche die normal entwickelte Pflanze gekennzeichnet wird, verloren gehen. Ähnliches gilt für die Blütenfüllungen: bei ihnen nehmen die Geschlechtsorgane der Blüten den Charakter der Blumenkronblätter an.

Aus den angeführten Beispielen geht schon hervor, daß die erwähnte Tilgung von Mannigfaltigkeiten bei der Entstehung von „teratologischen" Formanomalien ebenso ihre Rolle spielt wie bei der Bildung der organoiden Gallen; denn Vergrünungen und Blütenfüllungen kommen (vgl. auch Abschnitt VI) auch auf anderem Wege als nach Galleninfektion zustande.

Dieselben Betrachtungen lassen sich über diejenigen Blütengallen anstellen, welche lediglich oder vorzugsweise durch abnorme Ausgestaltung der Blumenkrone zustande kommen.

Eriophyes Thomasi läßt, wenn es die Inflorescenzen von Thymus serpyllum besiedelt hat, die Blüten nur ausnahmsweise sich entfalten; geschieht es einmal, so haben die Kronen nicht den typischen Labiatenbau, sondern statt der zygomorphen Korolla überrascht uns eine tief fünf-

[1]) Das Folgende nach einem Vortrag gehalten in der Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, 1911.

spaltige, völlig oder nahezu aktinomorphe Krone von normaler Farbe und Beschaffenheit. Bei den Gallen, die Siphocoryne xylostei an Lonicera hervorruft, kann man allerhand Formvarianten an den Kronen finden, die alle dahin zielen, die Zygomorphie der normalen Blüte „abzuschwächen" oder durch Aktinomorphie zu ersetzen. Mit anderen Worten: während das Schicksal der fünf Korollenteile unter normalen Verhältnissen ein verschiedenes ist, wird diese Differenz unter dem Einfluß des Gallenreizes völlig oder nahezu getilgt.

Dem Teratologen sind analoge Erscheinungen namentlich durch die sogenannten Pelorien bekannt, d. h. mit denjenigen abnorm gebauten Blüten (Linaria, Digitalis u. a.), welche nicht nur einen Sporn, wie die normalen, sondern fünf Sporne haben. Ähnliches tritt auch nach Galleninfektion ein: bei Linaria cymbalaria oder Centhrantus ruber werden die fünf Teile der Krone einander ähnlicher als sie normalerweise sind, indem die Blüten nach Infektion durch Gallenmilben mehr als einen Sporn entwickeln.

Weitere Beispiele für die durch Galleninfektion bedingte Tilgung von Mannigfaltigkeiten liefern uns manche Gallen der vegetativen Pflanzenteile.

Die oben schon erwähnten blätterreichen Gallen des Eriophyes dispar zeigen zumeist immer drei Blätter an gleicher Höhe der Achse inseriert. Diese ungewöhnliche Blattstellung erklärt sich dadurch, daß unter dem Einfluß des Gallenreizes die beiden Nebenblätter, die normalerweise als unscheinbare schmale Blättchen neben dem Laubblatt sich zeigen, zu Laubblättern werden: statt ungleicher Entwicklung von drei Organanlagen erfolgt gleichartige, alle werden zu Gebilden gleicher Art.

Selbst die Unterschiede zwischen den einzelnen Teilen eines Blattes, zwischen seiner Rand- und seiner Binnenstruktur können gelöscht werden: die Blätter der Triebspitzenschöpfe, die Perrisia crataegi an Crataegus oxyacantha erzeugt, sind mit stachelartigen, selten blattzahnähnlichen, drüsigen Emergenzen besetzt; diese sind nichts anderes als eine Wiederholung der Drüsen, die wir normalerweise an den Zähnen des Blattrandes, niemals aber auf der Binnenfläche der Spreite finden.

Haupt- und Nebenzweige sind bei den Sproßsystemen sehr zahlreicher Pflanzen bekanntlich in mehr als einer Beziehung voneinander verschieden: sie unterscheiden sich hinsichtlich der Zahl und der Länge der Internodien (Lang- und Kurztriebe) in der Befähigung zur Blütenproduktion, ferner in rein physiologischer Beziehung (orthotrope und plagiotrope Zweige) und namentlich auch phänologisch, insofern als die an der Hauptachse angelegten Seitenachsen, z. B. bei sehr vielen Holzgewächsen zunächst, d. h. im Jahre ihrer Entstehung das Wachstum der Hauptachse überlassen und selbst „ruhen", d. h. unentfaltet bleiben. Die Unterschiede zwischen Haupt- und Nebenast können in Wegfall kommen, wenn die normalen Korrelationen durch Parasiten alteriert werden. Die große Mehrzahl der sogenannten Hexenbesen, d. h. Verzweigungsanomalien, welche durch tierische Schädlinge (Milben) oder Pilze (Exoasceen, Uredineen) hervorgerufen werden, sind in erster Linie dadurch gekennzeichnet, daß die Seitenzweige

den Hauptzweigen ähnlich werden: Knospen, welche erst im nächstfolgenden Jahre hätten treiben „sollen", liefern schon vorzeitig einen Sproß und auch die Achselknospen, die an den von jenen gelieferten Trieben angelegt werden, treiben sogleich aus usf., so daß die Zweiggenerationen mehrerer Jahre in einer Vegetationsperiode vorweg genommen werden. Da die Haupt- und Seitenzweige sich völlig gleich entwickeln, kommt nicht ein dem normalen ähnlich geordnetes Sproßsystem zustande, sondern eine besenähnliche Häufung von Sprossen, die diesen Mißbildungen ihren anschaulichen Namen eingetragen hat.

Nachdem der Nachweis erbracht worden ist, daß überaus zahlreiche organoide Gallen durch Tilgung von Mannigfaltigkeiten zustande kommen, die bei typischem Verlauf der Organentwicklung sich entfalten, stellt sich von selbst die Frage ein, ob vielleicht andere Gallen dadurch zustande kommen können, daß neue Mannigfaltigkeiten sich dort zeigen, wo normalerweise Unterschiede in der Gestaltung nicht bestehen, ob statt gleichartig gebildeter Organe auch ungleichartige entstehen können.

Eine solche Gruppe von Gallen gibt es in der Tat; allerdings ist ihre Zahl nicht gerade groß, wenn wir alle diejenigen Fälle, in welchen unvollkommene „Tilgung von Mannigfaltigkeiten" zu ungleichartiger Ausbildung von Organen führt, die typischerweise in gleicher Form sich zeigen, von vornherein in Abzug bringen: unvollkommene Vergrünung oder unvollkommene Blütenfüllung kann in der Tat dazu führen, daß z. B. die Glieder des Korollen- oder des Androeceumkreises untereinander verschieden werden, indem die einen laub- bzw. blumenblattähnlich werden, andere ihre normale Beschaffenheit beibehalten.

Desgleichen müssen wir von denjenigen Fällen absehen, in welchen „Mannigfaltigkeiten" durch eng lokalisierte Einwirkungen zustande kommen: die Tatsache, daß z. B. auf einem Buchenblatt nach Ansiedlung der gallenerzeugenden Mikiola fagi die unter den Einfluß des Gallentieres geratenen Teile der Spreite sich anders verhalten als die nicht infizierten, ist für die Betrachtungen, die wir anstellen wollen, ohne Belang, ebenso wie das Auftreten von Mannigfaltigkeiten, das man nach Verwundung wachsender Organe zuweilen beobachten kann.[1]

Nach Abzug der hier gekennzeichneten Gruppen pflanzlicher Formanomalien bleiben als vergleichbar mit den Beispielen unserer ersten Reihe nur relativ wenig Fälle übrig.

Als erstes Beispiel sei die Bildung zygomorpher Blüten an Stelle aktinomorpher erwähnt. Der Fall ist nicht häufig, bei weitem seltener als der entgegengesetzte. Daß bei Kompositen (Matricaria inodora nach Infek-

[1]) Was für komplizierte Blattformen nach Verwundung entstehen können, hat z. B. *Bail* gezeigt: Über Pflanzenmißbildungen und ihre Ursachen, vornehmlich über mannigfaltige Entwicklung der Fliederblätter unter dem Einfluß der Raupen der Fliedermotte, Gracilaria syringella. Ber. d. Westpreuß. Bot.-Zool. Ver., Danzig 1908, [illegible].

tion durch Peronospora Radii) statt der aktinomorphen Röhrenblüten zygomorphe Strahlenblüten, daß bei Knautia arvensis statt der aktinomorphen Blüten in der Mitte der Infloreszenzen „strahlende“, d. h. zygomorphe entstehen können (nach Infektion durch Peronospora violacea), ist überdies wenig auffallend, da auch die normalen Infloreszenzen bereits zygomorphe Blütenindividuen neben aktinomorphen aufzuweisen haben. Es ist aber wohl nicht zu bezweifeln, daß künftige Untersuchungen auch bei Wirtspflanzen, die normalerweise keinerlei zygomorphe Blüten produzieren, auch dann die normalen aktinomorphen Blüten unter dem Einfluß der Galleninfektion in zygomorphe verwandelt finden werden, wenn es nicht lokale Infektion und Reizung ist, welche die einseitige Förderung der Krone herbeiführt. Dem Teratologen sind, wie hierbei erwähnt sein mag, analoge Fälle bereits bekannt, wenn auch bisher nur in sehr bescheidener Anzahl. *Hildebrand* beobachtete zygomorphe Blüten an Fuchsia und Begonien, *Heinricher* an Irisarten und an Potentilla aurea.[1]) Werden monosymmetrische Blüten statt radiär gebauter produziert, so heißt das offenbar nichts anderes, als daß die Glieder einer Organanlagengruppe, welche beim typischen Verlauf der Entwicklung zu gleichartigen Gebilden heranwachsen, abnormerweise ein ungleichartiges Gestaltungsschicksal erfahren haben.

Fig. 65.



Bildung geschlitzter Spreiten anstatt ungeteilter (Aecidium Jacobsthalii an Berberis buxifolia). Nach *Dietel* (in *Engler-Prantls* Natürlichen Pflanzenfamilien *).

Auch bei der Entwicklung einzelner Organe können analoge Differenzierungserscheinungen eintreten, die zur ungleichartigen Ausbildung der einzelnen Abschnitte eines Organs führen. Beispiele hierfür sehe ich in allen denjenigen Fällen, in welchen statt Blätter mit schlichten, rundlichen oder ovalen Spreiten solche von geschlitzter (laciniater) Form entstehen. Fig. 65 zeigt ein normales, einfaches Blatt von Berberis buxifolia neben einem von Aecidium Jacobsthalii infizierten: abgesehen davon, daß das letztere durch den Besitz eines Stiels von dem sitzenden typischen sich unterscheidet, fällt es namentlich durch die tief geschlitzte Spreite auf.[2]) Daß laciniate Blätter auch unter dem Einfluß von Ernährungsanomalien ohne parasitäre Beeinflussung zustande kommen

[1]) Vgl. z. B. *Friedr. Hildebrand,* Über eine zygomorphe Fuchsia-Blüte. Botanisches Zentralbl., 1899, LXXVII, S. 177; Über drei zygomorphe männliche Blüten bei einer Begonia. Ber. d. D. Bot. Ges., 1906, XXIV, 558; Über weitere zygomorphe Blüten einer Knollenbegonie, ibid., 1908, XXVI *a*, 16. *E. Heinricher,* Beiträge zur Pflanzenteratologie und Blütenmorphologie. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I. 1883, LXXXVII, S. 1; Potentilla aurea L. mit zygomorphen oder auch asymmetrischen Blüten und Vererbbarkeit dieser Eigentümlichkeit. Zeitschr. d. Ferdinandeums. 3. Folge. Jahrg. LII, 1907, S. 281.

[2]) Weitere Beispiele bei *Küster,* Die Gallen der Pflanzen, 1911, S. 90; vgl. ferner *Ew. H. Rübsaamen,* Beiträge zur Kenntnis außereuropäischer Zoocecidien. Marcellia, 1911, Vol. X, 100 (tief geteilte Blätter an einer Acalypha nach Cecidomyideninfektion).

können, ist bekannt: ich erinnere an die gelappten Blätter an den Wurzelschößlingen von Symphoricarpus racemosus und die „roncet“-Krankheit der Weinrebenblätter („Petersilienkrankheit“). Die teratologische Literatur lehrt uns, daß auch an Blumenkronblättern atypische Spaltung und laciniate Formen spontan auftreten können.

An dieser Stelle glaube ich auch der Verbänderungen (Fasciationen) gedenken zu dürfen: Anomalien im Wachstum des Vegetationspunktes, über deren Ursachen sich zurzeit noch nicht viel sagen läßt, lassen aus einem radiär gebauten Gewebskörper einen bisymmetrischen werden, anstatt einer zylindrischen Sproßachse eine leistenartig verbreiterte entstehen.

Fig. 66.



Lokale ringförmige Wucherung an Fichtennadeln (Adelges abietis auf Abies excelsa). Links Längsschnitt durch eine Galle, rechts eine einzelne Nadel. (Nach *Küster*.) *

Mit einem sehr merkwürdigen Beispiel für das abnorme Auftreten von Gestaltungsmannigfaltigkeiten machen uns die Gallen der Koniferen bewohnenden Adelges-(Chermes-) Arten bekannt. Die Gallen bestehen aus einer mehr oder minder großen Zahl benachbarter Nadeln, an deren Basis sich unter dem Einfluß des Gallenreizes eine kragenartige Wucherung gebildet hat. Die Wucherungen benachbarter Nadeln umschließen Hohlräume, die später von den Gallentieren bewohnt werden, und die von der Außenwelt abgeschlossen sind, wenn die Ränder der Wucherungen sich berühren. Nur an einem bestimmten Teil der Abiesnadel (vgl. Fig. 66 *b*) entwickelt sich der abnorme Gewebewulst; eben dieser Teil erfährt also ein anderes Entwicklungsschicksal als die anderen Teile der Nadel, und hierin haben wir ein Auftreten von „Mannigfaltigkeit“ zu sehen, die an dem normalen Gebilde nicht zum Ausdruck kommt. Um Mißverständnisse auszuschließen, sei hervorgehoben, daß die Zonen der Nadeln, an welchen der Gewebewulst entsteht, keineswegs unter dem lokalisierten Einfluß eines an ihnen sich aufhaltenden oder sie direkt beeinflussenden Gallenerzeugers stehen; vielmehr sitzt das Gallenmuttertier, das die Anomalie hervorruft, an der Basis des zapfenähnlichen Gebildes und bleibt jenen wuchernden Gewebszonen durchaus

fern; erst die Nachkommen der Gallenmutter beziehen die Wohnräume, die zwischen den Ringwulsten der Nadeln zustande gekommen sind, und geben durch ihre eigene Saugtätigkeit Anlaß zu ihrer Vergrößerung und Fertigstellung.

Roux hat darauf hingewiesen, daß dann, wenn an einem sich entwickelnden Organ oder Organismus Mannigfaltigkeiten sichtbar werden, es sich um das Sichtbarwerden von Verschiedenheiten handeln kann, die als strukturelle oder chemische in dem Material unsichtbar bereits vorhanden waren, oder um wirkliches Neuauftreten, wirkliche Neubildung von Mannigfaltigkeiten: im ersten Fall spricht *Roux* im Anschluß an die von *C. Fr. Wolff* aufgestellten Termini von Neoevolution, im zweiten von Neoepigenesis.[1]

Wir wollen versuchen, die *Roux*sche Unterscheidung auf die uns interessierenden Fälle anzuwenden. Relativ leicht zu beurteilen sind die Gestaltungsvorgänge, welche die Galle der Adelges abietis (Fig. 66) kennzeichnen: der Vergleich der Wirtspflanze mit nahe verwandten Koniferenformen kommt uns zu Hilfe: bei der japanischen Schirmtanne (Sciadopitys verticillata) kommen durch seitliche Wucherung des Blattparenchyms zweiklappige, balgige Kapseln zustande, die mit den beschriebenen Gallenwucherungen große Ähnlichkeit haben.[2] Es ist schwer, diese Übereinstimmung nicht ursächlich mit der natürlichen Verwandtschaft der beiden Bäume in Beziehung zu bringen, und es liegt gewiß nahe, im Sinne der *Roux*schen „Neoevolution" irgendwelche unsichtbare Verschiedenheiten in den Nadeln der Abies anzunehmen — Verschiedenheiten, die nach Besiedelung durch die genannten Gallenerzeuger die Bildung sichtbarer Mannigfaltigkeiten möglich machen.

Wie aber steht es mit den anderen Beispielen? Wir haben keine Veranlassung, die fiederspaltigen Corylusblätter oder die zygomorphen Irisblüten in Zusammenhang mit irgendwelchen Verwandten oder Ahnen zu bringen und die beobachteten teratologischen Abweichungen als atavistische Äußerung der in der Pflanze schlummernden Potenzen zu deuten und werden zu der Annahme gedrängt, daß doch auch Epigenesis, Neoepigenesis von Mannigfaltigkeiten im Bereich der Möglichkeiten liegt und bei Entstehung abnormaler Formen — Gallen und Terata — im Pflanzenreich ihre Rolle spielen kann.

Nachdem wir bisher die abnormen Formen, die bei der Gallenbildung sichtbar werden, mit denjenigen normalen Gebilden verglichen haben, an deren Stelle sie nach der Beeinflussung durch die Gallenerzeuger entstehen, erübrigt es sich noch, einen Vergleich zwischen den Gallenformen und dem

[1]) *W. Roux*, Einleitung zu den Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo und Beitrag 1. Zeitschr. f. Biol., 1885, Bd. XXI, S. 411, 415; vgl. auch Ges. Abhandl., 1895, Bd. II, S. 5.

[2]) Zuerst haben hierauf meines Wissens *Krašan* und *v. Ettingshausen* aufmerksam gemacht: Untersuchungen über Deformationen im Pflanzenreiche. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 1891, Bd. LVIII, S. 611.

gesamten normalen Formenrepertoir, welches der betreffenden Pflanzenspezies bei der Entwicklung ihrer verschiedenen Organe gleichsam zur Verfügung steht, zu ziehen.

Namentlich die histioiden Gallen, die wir bisher nur beiläufig für unsere Betrachtungen verwertet haben, zeigen mit ihren hörnchenähnlichen, nierenförmigen, dornigen, Krönchen tragenden oder sonstwie auffallend gegliederten Formen außerordentlich viel „Neues“, was aus dem Formenkreis der normalen Individuen gänzlich unbekannt und auch den Verwandten der letzteren durchaus fremd ist. Prüfen wir die Gallen auf ihre äußere Form hin, so kann es demnach nicht schwer fallen, aus der Betrachtung zu folgern, daß bei der Gestaltung der Gallen Neues, d. h. bisher der Pflanzenspezies Fremdes produziert wird. Wir werden analoge Betrachtungen später bei der Behandlung der Zellen und Gewebe der Gallen anzustellen haben.

Jeder Gallenerzeuger ruft an seinem Wirte eine für ihn charakteristisch geformte Galle hervor. Die Konstanz der Formen ist manchmal ganz auffallend: die linsenförmigen Gallen, welche Neuroterus numismalis oder N. lenticularis nicht selten zu mehreren Hunderten an der Unterseite eines Eichenblattes entstehen lassen, gleichen sich „wie ein Ei dem anderen“; selbst hinsichtlich ihrer Größe ist die „Variationsbreite“ eine ganz geringe. In anderen Fällen sind die Unterschiede zwischen den einzelnen Gallenindividuen erheblicher, namentlich dann, wenn es sich um Gallenerzeuger handelt, die in ihrem Wirte oder auf ihm sich weit verbreiten können (Pilze, Aphiden u. a.), so daß das Infektionsareal bald groß, bald klein ausfällt, und seine Umrisse verschieden sich gestalten können.

Fig. 67.

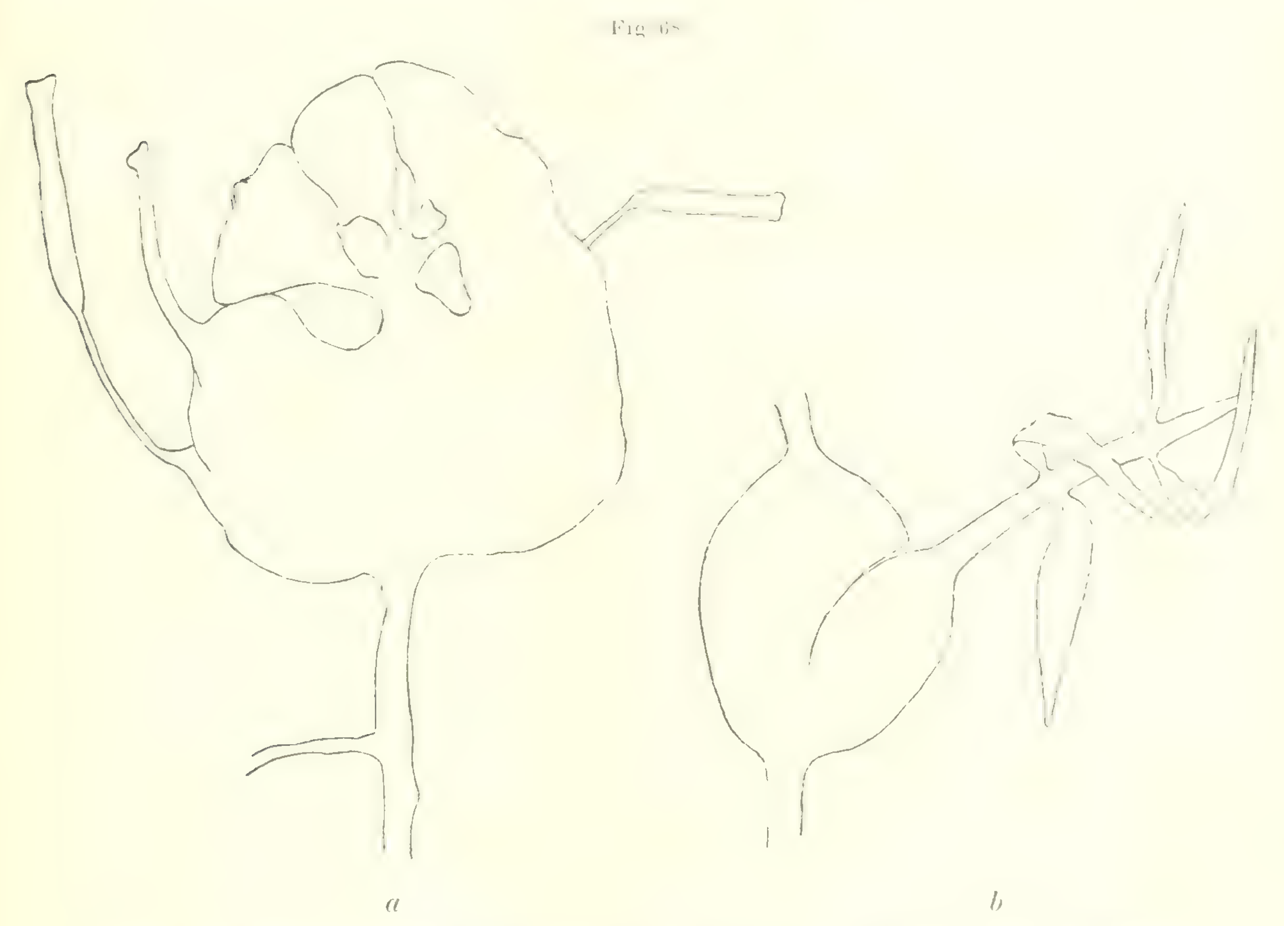
Galle der Roestelia cancellata (auf Pirus communis); es sind auf beiden Seiten des Blattes Gewebspolster entstanden. (Orig.)

Auch bei denjenigen Gallen, welche durch relativ konstante Form und Größenmerkmale sich auszeichnen, kommen gelegentlich Abweichungen von der Norm vor, die nicht selten auch prinzipielles Interesse bieten.

Die Reaktionsfähigkeit des Wirtes bestimmten Gallenreizen gegenüber ist offenbar an seinen verschiedenen Teilen ein verschiedener. Daher können unter Umständen nach Infektion durch denselben Gallenerzeuger ganz verschiedenartig gebaute Gallen zustande kommen, wenn ihm verschiedenartig reagierende Teile zum Opfer fallen. Namentlich bei Pilzgallen

kommt hierzu noch der Umstand, daß verschiedene Teile eines Wirtsorganes, verschiedene Gewebe dem gallenerzeugenden Wirt ungleich gut zugänglich sein dürften. Fig. 67 und 68 veranschaulichen derartige Abweichungen von der Norm. Roestelia cancellata läßt auf der Unterseite der Blätter ihres Wirtes (Pirus communis) dicke, polsterartige Vorwölbungen entstehen; da die Oberseite der Blätter unverändert bleibt, haben die Gallen ungefähr die Form plankonvexer Linsen. Läuft das Infektionsareal jedoch über den Mittelnerven des Blattes, so kann auch blattoberseits eine starke Gewebewucherung zustande kommen; die Epidermis wird zerrissen und bleibt auf dem wuchernden Gewebe, das ebenso wie das unterseits ent-

Fig. 68.



Gallen der Dasyneura sisymbrii an Nasturtium palustre: *a* nach Infektion einer Infloreseenz. *b* nach Besiedlung einer Blattachsel (Orig.).

wickelte Äcidien in sich birgt, in schollenartigen Resten hängen. (Querschnitt in Fig. 67.)

Fig. 68 erinnert an die Gallen, welche Dasyneura sisymbrii an Nasturtium palustre hervorruft. Werden die Infloreseenzen infiziert, so entstehen an den Blütenstielen fleischige, kragenähnliche Wucherungen, die stellenweise miteinander verwachsen können (Fig. 68 *a*) und für die Gallenbewohner unvollkommen verschlossene Räume zustande kommen lassen: Gallen dieser Art werden ihrer rhombisch gefelderten Oberfläche wegen als Ananasgallen bezeichnet. Derselbe Parasit erzeugt wesentlich anders geformte Gallen, wenn er an anderen Teilen seines Wirtes sich niederläßt.

z. B. an den Blattachsen; dann entstehen oftmals die in Fig. 68*b* dargestellten Gebilde, die einesteils von der Achse, andernteils von dem Grunde des Blattstieles gebildet werden; beide Teile liegen mit ihren Rändern aufeinander wie die Hälften einer Muschel und umschließen einen vom Gallentier bewohnten Hohlraum. Während beim ersten Beispiel (Fig. 67) bei Infektion verschiedener Gewebe eines Organs verschiedenartig geformte Gallen zustande kamen, bringt im zweiten Falle die Besiedlung verschiedener Organe die Formendifferenzen zuwege. Beispiele ähnlicher Art ließen sich in großer Zahl beibringen.

Die in Fig. 68 dargestellte Galle ist dadurch noch bemerkenswert, daß sie mit ihren beiden zueinander passenden Hälften ein scheinbar einheitliches Gebilde darstellt, obwohl sie aus zwei selbständigen, allerdings benachbarten und organisch miteinander verbundenen Organen entstanden ist. Ob hier Korrelationen zwischen den beiden Teilen vorliegen, welche das Wachstum der beiden Anteile regeln, bedarf der experimentellen Prüfung.

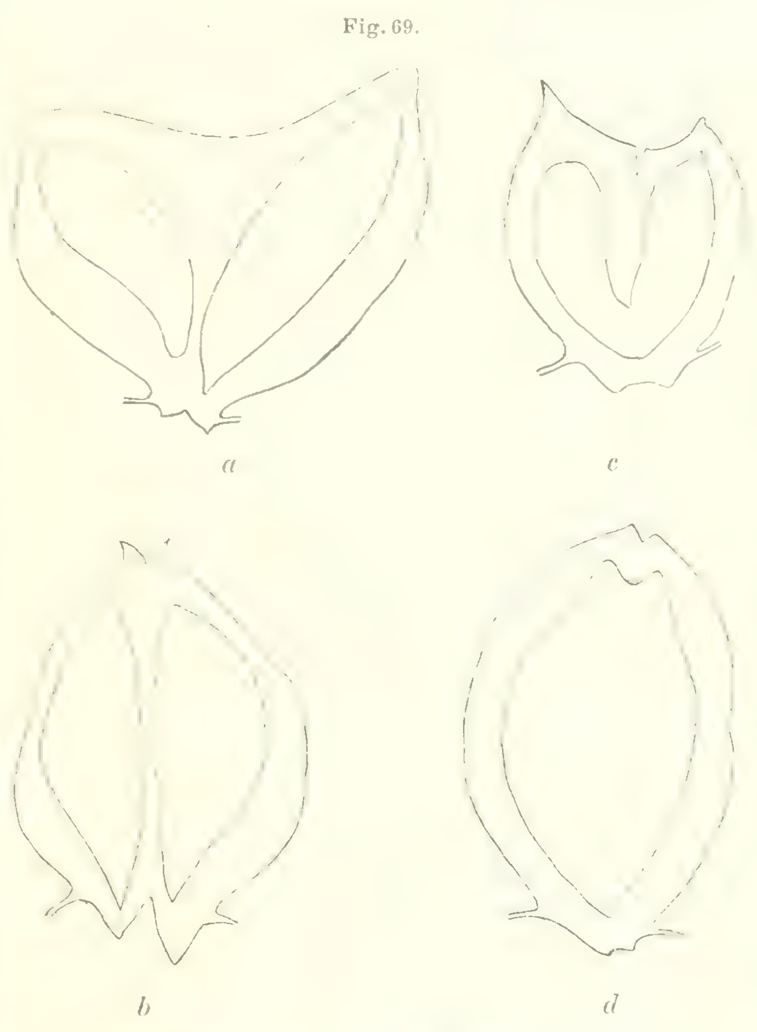
Dasyneura sisymbrii ist mit dem Prozeß der Gallenerzeugung keineswegs so fest an die Inflorescenzen gebunden, daß man die von ihr an anderen Pflanzenteilen erzeugten Gallen als Ausnahmen oder Abweichungen von ihrem Typus bezeichnen dürfte. In anderen Fällen ist die Beschränkung bestimmter Gallenerzeuger auf bestimmte Organe ihres Wirtes eine so unbedingte, daß Ausnahmen überhaupt nicht gefunden werden; eine lange Reihe von Blattgallen z. B. ließe sich anführen, die niemals an anderen Teilen als an den Blättern ihrer Wirte gefunden werden.

Vermittelnd stehen zwischen diesen und der Dasyneura sisymbrii diejenigen Gallentiere, die hie und da am atypischen Orte ihre Produkte entstehen lassen — „verirrte Gallen", die durch ihre Existenz bereits den Nachweis erbringen, daß auch andere Teile des Wirtes auf den Gallenreiz reagieren, daß der Gallenerzeuger auch andere Teile als wie gewöhnlich zu besiedeln und zur Gallenbildung anzuregen vermag. Namentlich verschieden von der zugehörigen typischen Form sind die von manchen blätterbewohnenden Miliben nach atypischer Besiedlung der Achsen und Stiele entstandenen Gallen (Eriophyes macrorrhynchus auf Acer campestris u. dgl.): statt der beutelförmigen Ausstülpungen der Spreite entstehen massive Gewebezapfen.

Die Dichtigkeit, in welcher Gallen auf einem Wirtsorgan nebeneinander stehen, ist für die Gallenerzeuger in gewissem Grade charakteristisch. Manche Gallen stehen fast immer einzeln, andere stets in kleinen Gruppen, noch andere in dichten Scharen. Bei dichter Gruppierung der Gallen kommen beachtenswerte Anomalien dann zustande, wenn zwei benachbarte Gallenindividuen sich in ihrer Entwicklung gegenseitig beeinflussen. Sehr lehrreich sind in dieser Beziehung die Gallen der Mikiola fagi (auf Buchenblättern): im allgemeinen stehen die Gallen einzeln oder doch durch beträchtliche Abstände voneinander getrennt auf den Wirtsblättern. In gallen-

reichen Sommern rücken aber die Gallen sehr oft dichter aneinander. Dann ist der Effekt folgender: entweder es bilden sich zwei normale Gallen mit normal gestalteten Larvenhöhlen, die in der einen oder anderen Weise verwachsen sind (Fig. 69 *a*); daß es sich um Doppelgebilde handelt, ist ohne weiteres zu erkennen, namentlich an den beiden Spitzen der Gallen — oder es kommen Zwillingsgallen zustande, deren beide Partner zusammen ein den typischen Einzelgallen sehr ähnliches Gebilde formen (Fig. 69 *b*); die Innenstruktur der Galle, das Septum, das von oben bis unten normal ausgebildet ist, läßt aber die Doppelnatur auch hier noch außer Zweifel. Bei *c* ist eine Doppelgalle mit zwei Spitzen, aber mit unvollkommenem Septum, bei *d* schließlich eine Galle, die nicht nur äußerlich völlig einheitlich erscheint, sondern die auch nur einen ungeteilten Innenraum besitzt, die aber an den zwei Spitzen und namentlich daran, daß ihr Inneres von 2 Gallenerzeugern bewohnt wird, als Doppelgalle erkannt wird. Solche Doppelgallen verraten sich schon bei makroskopischer Durchsicht des Materials durch ihre abnorme Größe. Gerade diese letzterwähnte vollkommenste Fusionsform wird dadurch besonders beachtenswert, daß bei ihrer Entstehung aus zwei selbständigen Anlagen ein harmonisches Gebilde entsteht. Vielleicht liegt hier etwas ähnliches vor wie bei der Entstehung verbänderter Seitenwurzeln, von welchen manche wohl auf mehrere Anlagen zurückgehen, und die zu einem einheitlichen, mit einem Zentralzylinder ausgestatteten, aber abnorm breiten Wurzelgebilde heranwachsen. Bei den von *Winkler* erzeugten „Chimären" sehen wir sogar Material, das verschiedenen Arten angehört, in einheitlicher harmonischer Gestalt sich weiter entwickeln. Vergleichbare Erscheinungen sind auch aus dem Tierreiche bekannt (Vereinigung von 2 Echinidenblastulis, nach

Fig. 69.



Doppelgallen von Mikiola fagi (auf Fagus): *a* mit zwei divergenten Spitzen und normalem Septum — *b* mit genäherten Spitzen und normalem Septum — *c* mit unvollkommenem Septum — *d* ohne Septum (Orig.).

Driesch[1]). Die Vereinigung von 2 Gallenanlagen zu einem einheitlichen Gebilde ist übrigens keine für derartig nebeneinander liegende jugendliche Gallen selbstverständliche Folgeerscheinung. Bei den Gallen des Oligotrophus Reaumurianus (auf Tilia) habe ich Doppelgallen in großer Zahl untersucht, aber niemals eine Fusion der beiden genäherten Gallen gefunden: die beiden Kerne, welche die Larvenkammern umgeben[2]), bleiben immer selb-



Verschiedene „Doppelgallen" des Oligotrophus Reaumurianus (auf Blattspreiten von Tilia) teils vor, teils nach dem Ausfallen der Gallenkerne (Orig.).

ständig; entweder sind sie noch durch eine schmale Gewebsplatte getrennt (vgl. Fig. 70*a*), oder sie liegen ohne eine solche in reifenden Gallen unmittelbar nebeneinander (vgl. Fig. 70 *b* und *c*).

IV. Zellen und Gewebe der Gallen.

Die Gallen sind ebenso cellular gebaute Gebilde wie ihre Mutterorgane und Wirtspflanzen. Damit ist freilich alles, was sich an Allgemeingültigem über die Zellen der Gallen sagen ließe, erschöpft; denn die Beschaffenheit der Zellen ist bei den Gallen überaus mannigfaltig, und es steht zu erwarten, daß künftige cytologische Studien an Gallenmaterial diese Mannigfaltigkeit noch bemerkenswerter erscheinen lassen werden, als es jetzt schon der Fall ist.

Vergleichen wir die Zellen einer Galle mit den der entsprechenden normalen Teile des Wirtes, so stellt sich heraus, daß sie mit den normalen völlig übereinstimmen, in anderen Fällen sich wesentlich von ihnen unterscheiden können. Aus gleichem Zellenmaterial wie die normalen Organe sind vor allem diejenigen organoiden Gallen aufgebaut, deren Glieder schon bei makroskopischer Betrachtung den normalen Organen in Farbe, Oberflächenbeschaffenheit usw. gleich oder sehr ähnlich erscheinen.

Am häufigsten unterscheiden sich zumal die histioiden Gallen von entsprechenden normalen Teilen durch Größe und Form ihrer

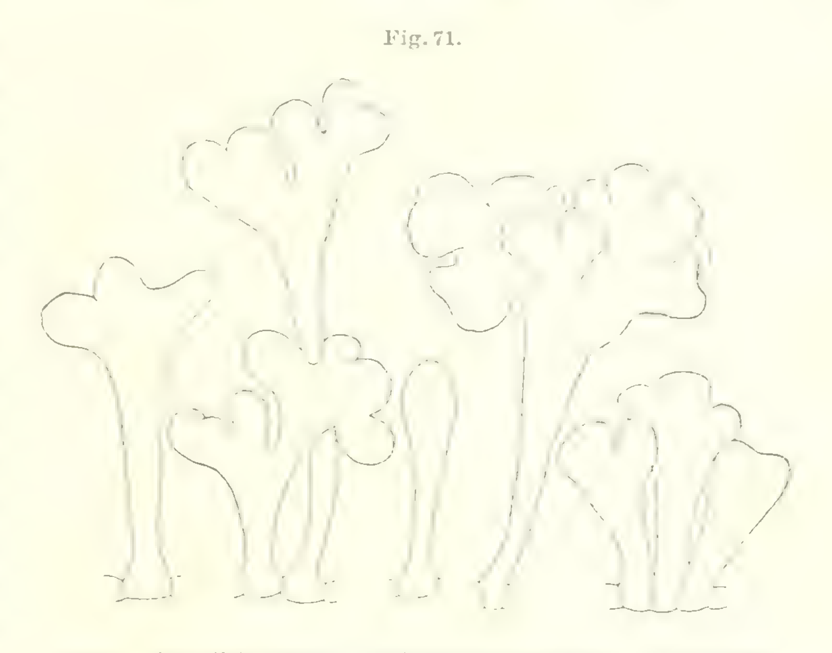
[1]) *H. Driesch*, Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Arch. f. Entwicklungsmech., 1900, Bd. X; vgl. auch *C. R. Stockard*, The artificial production of a single median cyclopean eye in the fish embryo etc. Ibid., 1907, Bd. XXIII.

[2]) Vgl. *Küster*, a. a. O., 1911, S. 360.

Zellen; die Zellen der Gallen sind im allgemeinen größer als die entsprechenden normalen. Die Form der Zellen ist bei Gallen, die durch zahlreiche Zellenteilungen zustande kommen, dieselbe, die wir von saftreichen Parenchymen normaler Pflanzenteile her kennen, während bei Gallen, die vorzugsweise durch Wachstum der Zellen ohne nachfolgende Teilung zustande kommen, langgestreckte Palisaden von oft überraschendem Rauminhalt vielfach vorkommen (vgl. Fig. 76). Die Befähigung, zu mächtigen Palisaden auszuwachsen, beobachten wir an den Zellen des Grundgewebes; hypertrophieren unter dem Einflusse des Gallenreizes die Zellen der Epidermen, so entstehen Haare von oft wunderlicher Form (vgl. Fig. 71).

Gerade die Haarformen der Erineumgallen machen es unzweifelhaft, daß bei der Entwicklung der Gallen Zellenformen produziert werden, die in den normalen Organen des Wirtes sich nicht finden — weder an den zur Gallenbildung befähigten, noch an irgendwelchen anderen. Es wäre eine durchaus unberechtigte Auffassung, anzunehmen, daß bei der Gallenbildung nur Zellenarten entstünden, die irgendwo auch am normalen Pflanzenkörper anzutreffen sind, und daß die Pflanze mit der Produktion ihrer Zellen auch unter pathologischen Umständen, wie z. B. nach der Infektion durch Gallenerzeuger, an ein festes Repertoire von Formen gebunden wäre, und höchstens der Ort der Entstehung und die Gruppierung der an sich normalen Elemente wechselten.

Fig. 71.



Haare einer Erineumgalle (Eriophyes brevitarsus auf den Blattspreiten der Alnus). (Nach *Küster*.)

Die Haarformen der Erineumgallen, ebenso wie gewisse Steinzellenformen zahlreicher Cynipidengallen und viele andere Beispiele, auf die hier nicht im einzelnen eingegangen werden kann, überzeugen uns davon, daß die Pflanze unter dem Einflusse des Gallenreizes ihren Zellen ganz andere Formen und Qualitäten geben kann als unter normalen Umständen.[1])

Das Cytoplasma ist in den Zellen der Gallen im allgemeinen recht reichlich vorhanden.

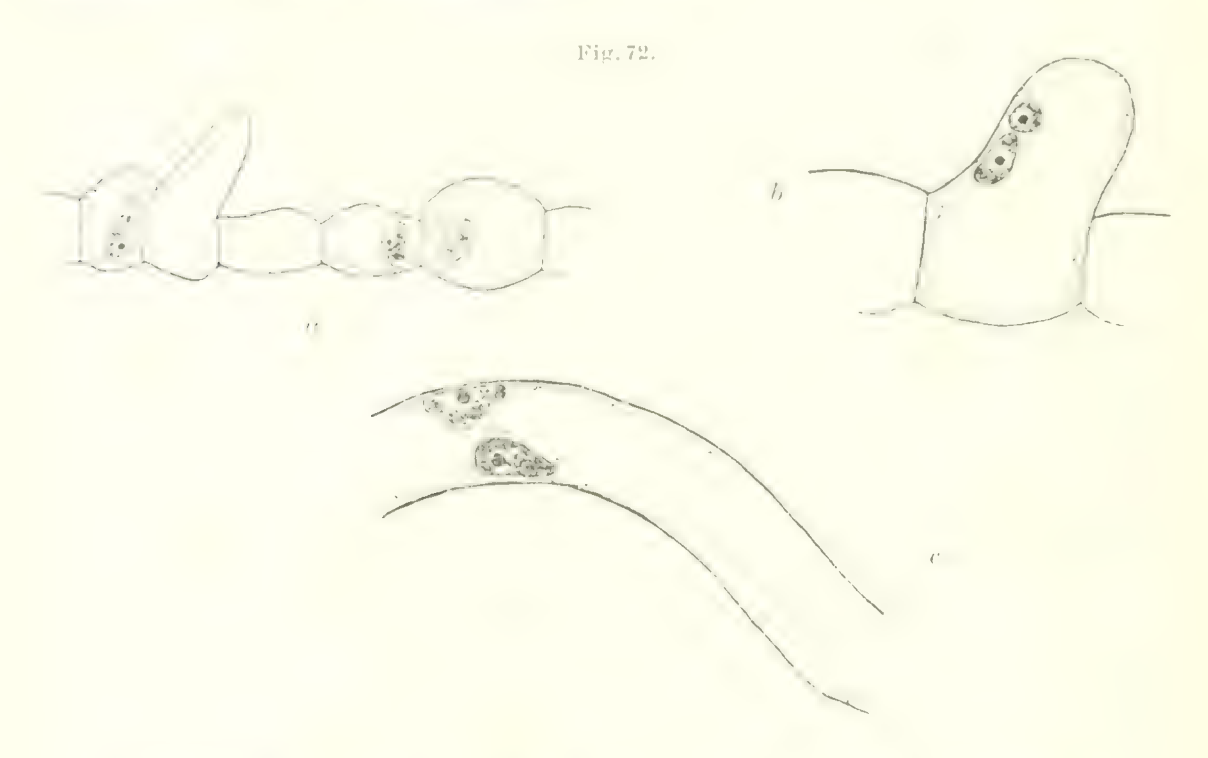
Der Kern ist in Zellen üblicher Größe in Einzahl zu finden, wie in den Zellen normaler Pflanzenteile. Geht die Größe der Gallenzellen

[1]) Vgl. hierzu *Küster*, Pathologische Pflanzenanatomie, 1903, S. 286.

wesentlich über das Normalmaß hinaus, so nimmt auch der Kern an Volumen zu. In Synchytriumgallen (S. mercurialis auf Mercurialis perennis) fand *v. Guttenberg*[1]) Kerne mit einem Durchmesser von 50—60 μ, deren Volumen das 250fache des Normalen betrug. Diese großen Kerne, die dem Parasiten unmittelbar anliegen, sind von reich verzweigten, feinen Kanalsystemen durchzogen; das Kanalsystem jedes Kernes mündet auf der dem Parasiten zugewandten Seite. Liegen ausnahmsweise 2 Parasiten in einer Wirtszelle, so weist ihr Kern 2 Kanalsysteme auf.

In alternden Zellen treten amöboid gestaltete oder traubenförmig gelappte Kerne auf; Beispiele hierfür sind schon von den Produkten der verschiedenartigsten Gallenerzeuger bekannt.

Fig. 72.



Erineumhaare (Eriophyes vitis auf Vitis labrusca): *a* Epidermiszellen mit vergrößertem Kern, *b* junges Haar mit zwei Kernen, *c* Teil eines erwachsenen Haares mit zwei Kernen (Orig.).

Ist das abnorme Wachstum, das die Zellen unter dem Einflusse der Infektion erfahren, besonders ergiebig, so vergrößern sich die Zellen nicht nur, sondern teilen sich auch.

In den Erineumhaaren des Eriophyes vitis (auf Vitis; ich untersuchte Gallen von V. labrusca) findet man stets 2 Kerne. Sie liegen meist einander genähert oder sogar dicht aneinander angeschmiegt. Die Teilung erfolgt sehr früh; schon ganz kurze Haare enthalten 2 Kerne (vgl. Fig. 72) und in noch jüngeren Stadien sieht man in den Epidermiszellen große Kerne mit reichlicher Nucleolarsubstanz, die sich anscheinend zur Teilung vorbereiten. Auch in alternden Haaren, die ich im Spätsommer untersuchte, findet man je

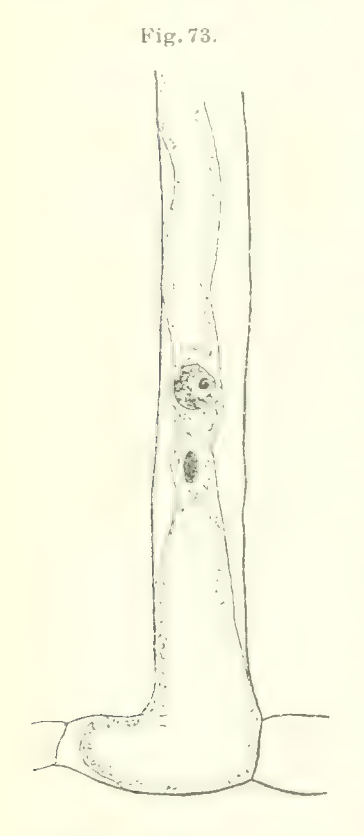
[1]) *v. Guttenberg*, Cytologische Studien an Synchytriumgallen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1909, Bd. XLVI, S. 453.

zwei lebende Kerne in den Haarzellen; gelappte Formen sind nicht selten. In den Erineumhaaren der Linde (Eriophyes tiliae, vgl. unter Fig. 83) tritt ebenfalls Kernteilung ein; ich fand aber nur selten zwei völlig normale Kerne, sondern meist nur einen normalen und einen degenerierten (vgl. Fig. 73). Die Teilung des Kernes erfolgt nicht so früh wie in den Haaren des Vitis-Erineums; selbst jugendliche Haare von 45 μ Länge fand ich noch einkernig.

Die Kerne der Erineumhaare sind wesentlich größer als die der normalen Zellen — in meinen Tiliapräparaten maßen die normalen Kerne ungefähr 4—5 μ, die der Erineumhaare meist 9—12, ja sogar 19·5 μ im Durchmesser. Ihre Lage läßt keine Gesetzmäßigkeit erkennen, wie man nach *Haberlandts* Theorie[1]) vielleicht erwarten könnte; in den Haaren der Linde fand ich sie bald im Fußteil, bald an der Spitze, bald im Körper der Mutterzelle des Haares; ähnliche Unterschiede beobachtete ich auch bei anderen Erineumgallen.

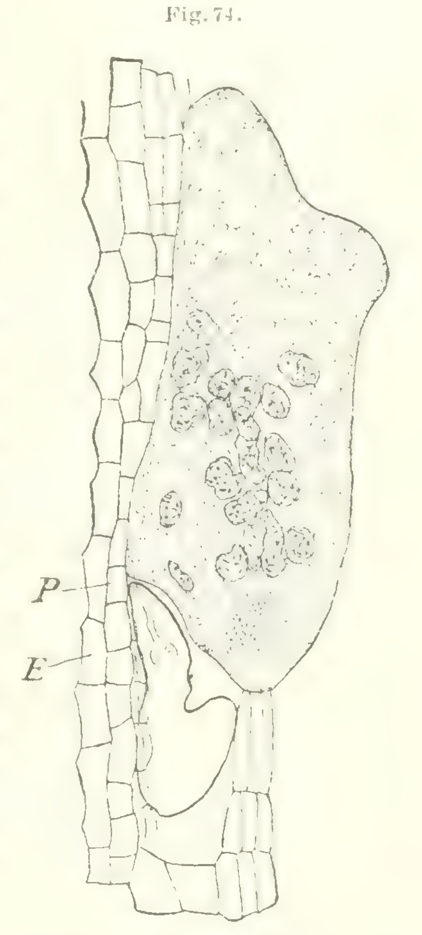
In den sehr großen und sehr plasmareichen Haaren des Alnuserineums (siehe oben Fig. 71) teilen sich die Kerne mehrfach und liegen einzeln oder gruppenweise — ich zählte bis sechs Kerne in einer Zelle bald im Kopfteil, bald im Fuße des Haares, bald verstreut in verschiedenen Teilen des Trichoms.

Fig. 73.



Erineumhaar (Eriophyes tiliae auf Tilia platyphylla) mit einem lebenden und einem degenerierten Kern (Orig.).

Fig. 74.



Vielkernige Riesenzelle aus einer Älchengalle (Heterodera radicicola an Coleus): *P* = Perikambium, *E* = Endodermis. (Nach *Němec*.)

In den langgestreckten Palisadenzellen der Centaureagalle von Loewiola centaureae liegen mehrere Kerne (2—3) von rundlicher oder meist schlank spindelförmiger Gestalt; mehrkernige, aber nicht besonders stark hypertrophische Zellen sind aus verschiedenen Hemipteren-, Milben-, Pilz- und Bakteriengallen bekannt geworden.[2])

[1]) *G. Haberlandt,* Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1887.

[2]) Literatur und ausführlichere Mitteilungen bei *Küster,* 1911, S. 184, 198 ff.

Von allen bisher untersuchten Gallen sind die Älchengallen mit den kernreichsten Zellen ausgestattet. *Němec* beobachtete Zellen mit über 50 Kernen.[1]

Die Riesenzellen, welche so viele Kerne beherbergen (vgl. Fig. 74), können, wie *Němec* mitteilt, miteinander fusionieren: „wenn man Längsschnitte mit Querschnitten kombiniert, an denen die Perforationen nicht so augenfällig auftreten, so kommt man zur Überzeugung, daß die Riesenzellen eigentlich ein großes Synzytium vorstellen. Sicher sind immer mehrere Zellen miteinander verschmolzen." *Němec* fand Komplexe von Riesenzellen, die 2 *mm* lang waren.

Die Teilungen, welche zu so auffälligem Kernreichtum führen, erfolgen zuerst auf karyokinetischem Wege, später treten Fragmentationen ein.[2]

Fragmentationen sind auch bereits in Gallen anderer Art beobachtet worden.

Im allgemeinen dürften wohl die Teilungen der Kerne in den Gallen ebenso sich vollziehen wie im normalen Gewebe oder vielleicht wie im Kallus, dessen Kernteilungsfiguren zwar Mitosen sind, aber in manchen Einzelheiten sich von den normalen Karyokinesen unterscheiden dürften. Genauere Untersuchungen sind bisher hierüber nicht angestellt worden.

Wiedervereinigung von Kernen hat *Němec* für die Älchengallen konstatieren können.

Bei denselben Gallen ist von verschiedenen Autoren nachträgliche Septierung der vielkernigen Zellen beobachtet worden.

Degenerationserscheinungen sind — auch außer den schon erwähnten „amöboiden" und anderen ähnlichen Deformationen — an Kernen der Gallen mehrfach gesehen worden: Verlust des Chromatins, Lösung der Zellkerne, Umwandlung in querwandähnliche Platten u. a. m.[3]

Die Chlorophyllkörner sind empfindliche Zellorgane, die fast bei der Bildung aller histioiden Gallen mehr oder minder stark beeinflußt werden. Es ist vielleicht nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, daß bei der Entstehung der organoiden Gallen — man denke an die Vergrünungen und Durchwachsungen der Blüten, die Wirrzöpfe der Weiden u. dgl. m. — die Chlorophyllkörner keineswegs geschädigt werden, während die histioiden nur ausnahmsweise normal grünes Gewebe entfalten. Der zerstörende Einfluß der Galleninfektion auf die Chloroplasten macht sich nicht nur dann geltend, wenn kräftige Prolifikation des infizierten Gewebes eintritt, sondern auch dann, wenn die Wachstumsleistungen der beeinflußten Teile ganz bescheiden bleiben (weiße Flecken neben den Gallen der Tetraneura ulmi u. dgl.).

[1] *B. Němec*, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin 1910. S. 151 ff.; Über die Nematodenkrankheit der Zuckerrübe. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 1911, Bd. XXI, S. 1.

[2] *G. Tischler*, Über Heteroderagallen an den Wurzeln von Circaea lutetiana. L. Ber. d. Deutschen Bot. Ges., 1901, Bd. XIX, S. [95].

[3] Hierüber vgl. *v. Guttenberg*, a. a. O.

Welcher Art die Veränderungen sind, welche die Chromatophoren nach der Galleninfektion erfahren, bedarf näherer cytologischer Untersuchung. Die störenden Eingriffe scheinen sehr gründlich zu sein, da im Laufe eines Sommers an den verfärbten Stellen keine Regeneration des normalen Grüns eintritt, obwohl die verfärbten Zellen noch am Leben bleiben. Selbst dann, wenn jugendliche Gallen von den Parasiten verlassen werden, tritt kein Neuergrünen mehr ein.

Ausnahmen von der Regel sind z. B. die chlorophyllreichen „Pocken" des Birnbaums (Eriophyes piri auf Pirus communis) und die Gallen der Pontania proxima (auf Salix), die in ihren inneren Gewebsschichten tief grün gefärbt sind. Die Zellen des Alnuserineums (siehe oben) enthalten sehr zahlreiche kleine, kaum gefärbte Chromatophoren. Auffallend kräftig grün sind nach *Smith*[1]) die von Bakterien erzeugten crown-galls krautiger Pflanzen (Bacillus tumefaciens).

Im Sommer und Herbst, wenn sich die gallentragenden Blätter verfärben, hat man Gelegenheit, das weitere Schicksal des Gallenchlorophylls zu verfolgen. Die Gallen der Eriophyes tristriatus var. erinea, die sich auf vergilbenden Blättern des Walnußbaums befinden, bleiben noch grün, wenn das gelbe Foliolum bereits am Boden liegt.

Noch auffälliger ist die Erscheinung an den im Sommer vergilbenden Blattexemplaren der Ulme: die zahlreichen kleinen Gallen der Eriophyes brevipunctatus, welche die Blattspreiten bedecken, heben sich grün von gelbem Grunde ab. Durchbricht man im Spätsommer die auf vergilbten Blättern sitzenden Gallen von Pontania proxima (siehe oben), so zeigt sich in ihrem Innern oft noch unvermindert der hohe Chlorophyllgehalt, der diese Gallen so auffällig auszeichnet. Welche Faktoren in diesen Fällen etwa die Bildung chlorophyllabbauender Fermente hindern oder ihre Wirkung aufheben, ist noch nicht bekannt. Vielleicht handelt es sich beim Grünbleiben der Gallen um ähnliche Erscheinungen wie bei den von *Stahl* beobachteten: Ginkgoblätter, deren Leitungsbahnen stellenweise durchschnitten worden sind, bleiben, wie der genannte Forscher gezeigt hat, im Herbst oberhalb der Schnittwunden grün.[2])

* * *

Die Gallen einzelliger Lebewesen (Siphoneen, Phycomyceten) sind selbst einzellig; desgleichen ferner die Gallen mancher Synchytrien: der Parasit macht hier seine ganze Entwicklung in einer Wirtszelle durch und regt nur diese eine zum Wachstum an.[3]) Fast in allen anderen Fällen sehen wir viele, meist tausende von Zellen am Aufbau der Gallen beteiligt und zu Gallengeweben sich zusammenschließen.

[1]) *Smith*, 1912, a. a. O., siehe oben S. 120.

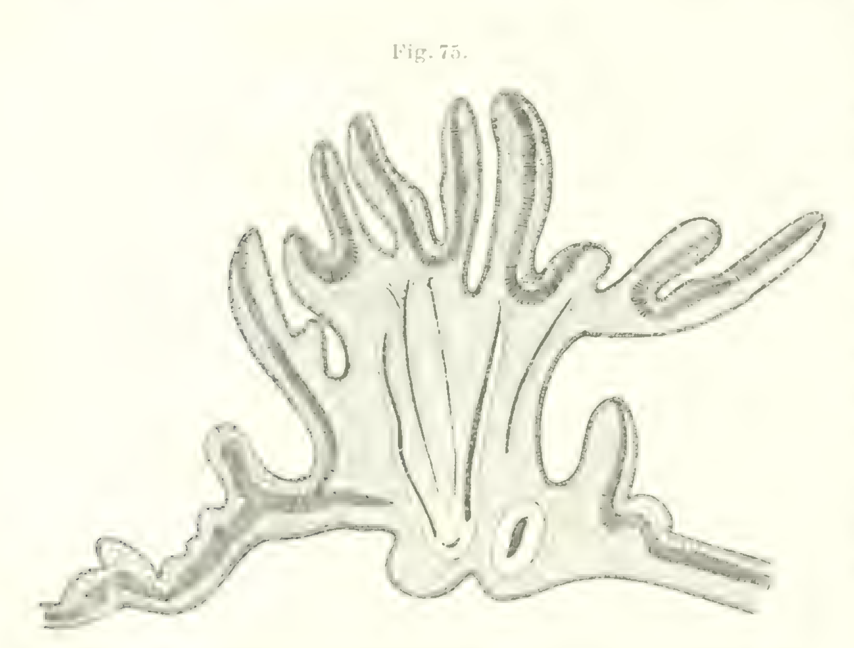
[2]) *E. Stahl*, Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909.

[3]) Es fehlt nicht an Synchytriengallen, bei welchen auch die Nachbarschaft der Wirtszellen zur Teilungstätigkeit angeregt wird.

Bei einem Vergleiche der Gewebe der Gallen mit den normalen des Wirtes können wir ähnliche Betrachtungen anstellen wie vorhin bei den Zellen und Organen.

Im einfachsten Falle sind die Gewebe der Galle ebenso gebaut wie die normalen. Dieser Fall trifft zu z. B. bei vergrünten Blüten: die grünen Organe haben im wesentlichen dieselbe Struktur wie die Kelchblätter der Blüten oder die Laubblätter der betreffenden Pflanzenarten; handelt es sich um gefüllte Blüten, so haben die neu entstandenen Blumenblätter dieselbe Struktur wie die normalen. Diese Strukturübereinstimmung zwischen normalen Organen und pathologischen kann sogar dann noch konstatiert werden, wenn das pathologische Gebilde in seiner äußeren Gestaltung von seinem normalen Mutterboden oder von vergleichbaren normalen Gebilden des Wirtes sich so wesentlich unterscheidet, wie es z. B. die in Fig. 75 dargestellten Adventivblättchen einer Melastomacee tun, welche von *Ross* neuerdings eingehend studiert worden sind.[1] Über die Lage der verschiedenen Gewebsformen, welche am Aufbau dieser Adventivblättchen beteiligt sind, gibt die Figur allen nötigen Aufschluß.

Fig. 75.



Adventivblättchen auf Conostegia subhirsuta DC; polsterartige Gewebewucherung mit zahlreichen dorsiventralen Blättchen. (Nach *Ross*.)

Interessanter sind diejenigen Fälle, in welchen das Gallengebilde andere Strukturen aufzuweisen hat, als entsprechende normale Teile der Pflanze; diese Differenzen können sehr erheblich werden und eine überraschende Mannigfaltigkeit im Bau der Gallen zustande bringen. Wir wollen unsere Betrachtungen in der Weise anstellen, daß wir uns zunächst an Blattgallen halten, und zwar an solche, welche auf Blättern mit deutlich bifazialem Bau erzeugt werden.

Alle Unterschiede, die wir zwischen dem Bau der Gallen und dem der normalen Organe beobachten können, kommen dadurch zustande, daß entweder Differenzierungsvorgänge, welche die normalen Teile kennzeichnen, nach der Infektion durch den Gallenerzeuger ausbleiben, so daß statt des differenzierten Gewebes ein gleichartiges, homogenes entsteht und die vom

[1] *H. Ross*, Adventivblättchen auf Melastomaceenblättern, verursacht durch parasitisch lebende Älchen. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellsch., 1912, Bd. XXX, S. 346.

normalen Bau her bekannten Mannigfaltigkeiten getilgt, gelöscht erscheinen — oder daß Differenzierungsvorgänge sich abspielen, die normalerweise nicht eintreten, so daß in dem Gallengebilde Gewebsformen sichtbar werden, welche das normale Gebilde nicht kannte. Hierzu kommen Unterschiede quantitativer Natur, wenn z. B. statt eines drei- oder vierschichtigen Blattparenchyms ein 10- und 20schichtiges entsteht, oder wenn z. B. die Epidermis, welche normalerweise nur aus einer Zellenlage besteht, vielschichtig sich entwickelt.

Handelt es sich um Blattgallen, bei deren Entstehung die Mannigfaltigkeiten der normalen Gewebslagen nicht zur Entwicklung kommen, so finden wir im einfachsten Falle ein Mesophyll vor, welches aus gleichmäßigen, rundlichen oder eckigen Parenchymzellen besteht, die in ungefähr ebenso viel Schichten vorliegen wie das Mesophyll normaler Blätter. Das Blatt bleibt an den infizierten Stellen hinsichtlich seiner Gewebsentwicklung auf einer frühen Stufe stehen; die Differenzierung seines Mesophylls bleibt aus, während das Größenwachstum seiner einzelnen Zellen seinen normalen Fortgang nimmt, ja sogar noch intensiver sich betätigen kann als unter normalen Verhältnissen (siehe oben). Wenn wir also Gallen dieser einfachen Art als Hemmungsbildungen bezeichnen wollen, so darf dabei nicht vergessen werden, daß bei ihrer Entstehung nur die Differenzierungsvorgänge, nicht die Wachstumsvorgänge eine Hemmung erfahren haben. Beispiele für diesen einfachen Fall liefern verschiedene von Blattläusen erzeugte Gallen. Bei denselben finden wir auch Beispiele einer etwas komplizierteren Art der Gewebsbildung, insofern als bei ihnen die einzelnen Zellen der infizierten Blatteile nicht nur abnorm groß werden, sondern auch sich vielfach teilen, so daß unter dem Einfluß der Infektion das Blattgewebe abnorm vielschichtig wird. Zahlreiche Pilzgallen liefern weitere Beispiele.

Im Verlaufe der normalen Blattausbildung erfahren bekanntlich die Zellen der obersten Mesophyllschicht oder Mesophyllschichten eine starke Streckung senkrecht zur Oberfläche des Blattes; es entstehen die bekannten Palisaden. Die unteren Zellenlagen bleiben aber von dieser Streckung ausgeschlossen, sie bleiben rundlich oder erfahren sogar Förderung ihres Wachstums in der Richtung parallel zur Oberfläche des ganzen Organs. Die Differenzierung des Blattgewebes, welche hierdurch zustande kommt, kann auch in der Weise getilgt werden, daß ausnahmsweise sämtliche Schichten des Blattgewebes dieselbe Streckung erfahren und zu Palisaden werden. Dieser Fall ist bei weitem seltener als der erste.

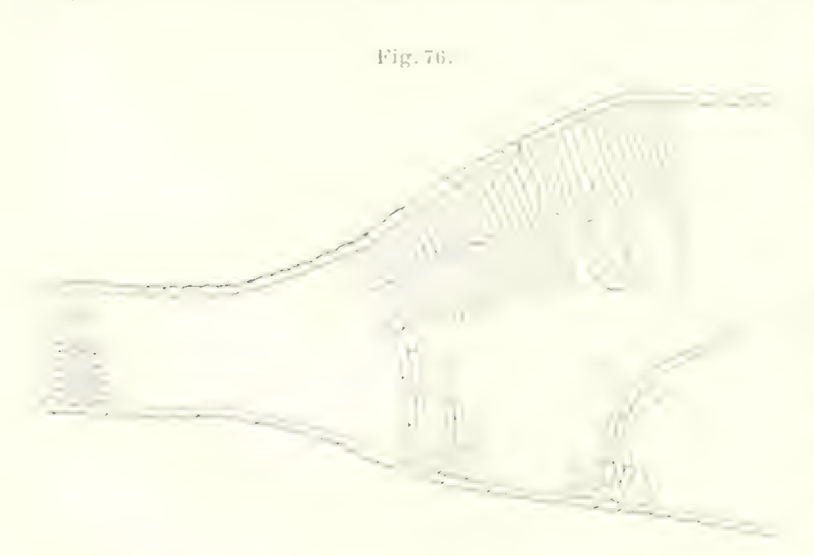
Ein besonders anschauliches Beispiel liefert die in Fig. 76 dargestellte Galle, welche Loewiola centaureae an den Blättern von Centaurea scabiosa und anderen Centaureaarten erzeugt.

Wir kommen weiterhin zu denjenigen Gallen, welche durch das Auftreten von neuen Differenzierungsvorgängen gekennzeichnet werden. In diesen Fällen ist das Gewebe der Galle nicht durchweg gleichartig, sondern läßt mehr oder minder gut voneinander unterschiedene, mehr oder minder

scharf abgesetzte Gewebsschichten erkennen. Vergleichen wir diese hinsichtlich ihres Verlaufes mit den normalen der entsprechenden Organe, so finden wir, daß sie mit diesen übereinstimmen oder als gänzlich unabhängig und unbeeinflußt vom normalen Schichtenverlaufe geordnet und geformt erscheinen. In dem ersten Falle sehen wir das Mesophyll eines Blattes zwar nicht zu normalem Palisadengewebe und Schwammgewebe sich differenzieren, wohl aber bleibt ein markanter Unterschied zwischen oben und unten erhalten.

Der Bau der betreffenden Gallen spiegelt also trotz der weitgehenden Unterschiede, die zwischen ihm und dem Bau der normalen Organe bestehen, den letzteren doch noch insofern, als der dorsiventrale Bau unverleugnet bleibt. Wir wollen solchen Gallenbau als dorsiventralen bezeichnen und diese Bezeichnungsweise auch bei Achsengallen, die z. B. in der Rinde sich entwickeln, dann beibehalten, wenn die Struktur der Gallen den Unterschied zwischen äußeren und inneren Schichten der Rinde zwar modifiziert, aber als Unterschied deutlich erkennen läßt.

Fig. 76.



Abnorme Palisadenentwicklung in den Gallen der Loewiola centaureae (auf Centaurea scabiosa); die Mesophyllzellen sind zu langen schlanken Palisaden geworden, die bald zu festen Reihen geordnet sind, bald lockenförmig in die Höhlung der Galle sich vorspreizen. An der Blattunterseite ist die Streckung der Zellen zuweilen eine geringe, so daß die Ähnlichkeit mit dem normalen Schwammparenchym noch erkennbar bleibt (Orig.).

Fig. 77*a* wird das Gesagte veranschaulichen helfen.

Wir müssen uns das Zustandekommen der dorsiventralen Galle mit der Annahme erklären, daß die verschiedenen Schichten des Gewebes, auf welche der Gallenreiz wirkt, auf ihn nicht völlig gleich reagieren: in dem Falle, welcher in Fig. 77*a* dargestellt ist, reagieren offenbar die unteren Zellenlagen mit Bildung sehr dickwandiger Steinzellen auf denselben Reiz, welcher oben in demselben Blatte vorzugsweise dünnwandiges Parenchym entstehen läßt. Bei der zweiten Gruppe von Gallen, die wir als radiäre bezeichnen wollen, entstehen ebenfalls verschiedenartige Schichten, die aber wie konzentrische Zonen um den Infektionsmittelpunkt sich gruppieren, ohne sich von dem Verlauf der normalen Schichten ihres Mutterbodens in ihrem Verlaufe und in der Qualität ihrer einzelnen Elemente beeinflussen zu lassen (Fig. 77*b*).

Bei dieser Gruppe von Gallen handelt es sich also um Gallenreize, welche das ihnen zugängliche Gewebsmaterial rings herum im gleichen Sinne modifizieren. Die komplizierteren Produkte der Gallenfliegen und Gallenwespen sind zum größten Teil mehr oder minder ausgesprochen nach

dem zweiten Typus gebaut; die Galle, welche in Fig. 77 *a* dargestellt ist, wird dadurch noch besonders interessant, daß sie in ihren frühen Entwicklungsphasen ausgesprochen dorsiventral gebaut ist, während die später sich entwickelnden Teile radiäre Struktur annehmen. Übergänge zwischen deutlich dorsiventralen und ausgesprochen radiären Gallen sind häufig.

Die Anhaltspunkte, welche die Anatomie der Gallen zur Beurteilung entwicklungsmechanisch-anatomischer Fragen gibt, sind bisher noch keineswegs hinreichend ausgenützt worden.[1] —

Fig. 77.

a

b

Dorsiventrale und radiäre Galle: *a* = dorsiventrale Galle des Oligotrophus annulipes (auf Fagus); *b* = radiäre Galle des Oligotrophus capreae (auf Salix caprea). Die mechanischen Gewebe sind schwarz eingetragen). (Nach *Küster.*) *

Nach den Betrachtungen, die wir vorhin über die Organformen, welche an Gallen sichtbar werden, angestellt haben, wäre noch zu erörtern, ob auch den histologischen Differenzierungen gegenüber von Neo-epigenesis die Rede sein darf. Fälle, welche mit Bestimmtheit in diesem Sinn gedeutet werden könnten, sind mir bisher nicht bekannt; vielmehr vermute ich, daß überall da, wo gleichartige Gewebeanteile im Wirtsorgan sich ungleichartig entwickeln, auch irgend welche Differenzen in den auf die Gewebsanteile wirkenden Reizen im Spiele sind, und es sich nicht um die Aktivierung unterschiedlicher Veranlagungen, um Sichtbarmachung „unsichtbarer Mannigfaltigkeiten" handele.

Auf eine Darstellung der verschiedenen Gewebsformen, die wir in Gallen antreffen, und ihre Bedeutung für Leben und Entwicklung der Gallenerzeuger kann ich hier um so mehr verzichten, als ich zu meiner a. a. O. 1911 gegebenen Behandlung dieses Kapitels nichts wesentlich Neues nachzutragen hätte.

V. Ätiologie der Gallen.

Derselbe Forscher, der sich zuerst über die Beziehungen zwischen parasitärer Infektion und der Bildung von Gallen am Pflanzenkörper zutreffende Vorstellungen gemacht hat, *M. Malpighi*, war es auch, der über die

[1]) Vgl. *E. Küster,* Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie. Progressus rei botan., Bd. II, 1908, S. 455.

Art und Weise, in welcher die Parasiten auf den Wirtsorganismus zu wirken und den letzteren zur Bildung der Gallen anzuregen vermögen, nachgedacht hat. *Malpighi* kam zu dem Schluß, daß chemische Wirkungen der Gallenbildung zugrunde liegen, daß ein „Saft" des Tieres in den Körper der Pflanze einströme und dort Umsetzungen hervorrufe, eine „Fermentatio", wie *Malpighi* es nennt, und daß auf diesem Wege die abnorme Wachstumstätigkeit, die zur Bildung der Gallen führt, eingeleitet würde. Nachdem späterhin von verschiedenen Autoren sehr unterschiedliche Meinungen über die Entstehung der Gallen geäußert und auch recht phantastisch anmutende Theorien ihren Vertreter gefunden hatten, brachte *Beyerinck* neue Beiträge, die ersten experimentellen, als Stütze der chemischen Theorie der Gallengenese[1]): Wenn das Muttertier von Pontania proxima auf Weidenblättern seine Eier legt und diese ins Innere des Wirtsblattes schiebt, gibt es nach *Beyerinck* gleichzeitig mit dem Ei eine kleine Dosis Sekret ab, das für die Gallenentstehung von allergrößter Bedeutung ist, denn eben dieses Sekret regt das Gewebe des Wirtes zu abnormem Wachstum an; in denjenigen Fällen nämlich, in welchen das Muttertier nur Exkret abgibt und kein Ei in die Wunde des Blattes schiebt, entsteht trotz dieses Mangels eine Galle, allerdings eine weit kleinere, als wenn Ei und Sekret geliefert worden sind, aber immerhin doch ein Gebilde, das in allen wesentlichen Punkten den Bau einer „normalen" Galle wiederholt. Wenn diese Versuche zutreffend sind, so geht aus ihnen hervor, daß ein von dem Insekt geliefertes „Gift" die Gewebe der Wirtspflanze zu abnormen und noch dazu spezifischen Wachstumsleistungen, wie sie eben für die Gallen des betreffenden Tieres charakteristisch sind, anzuregen imstande ist.

Beyerinck hat seine Beobachtungen nur an einem Gallenerzeuger angestellt und es wäre von allergrößtem Interesse, wenn seine Versuche und Beobachtungen auch für andere Arten — zunächst für ähnliche Tenthrediniden — wiederholt werden könnten.[2])

Das berechtigte Interesse, das man *Beyerincks* Mitteilungen gewidmet hat, trägt vielleicht die Schuld daran, daß manche Autoren geneigt sind, das Problem der Gallengenese gleichsam in Bausch und Bogen mit der chemischen Theorie abzutun und alle Gallenprodukte als die Reaktionen der Wirtspflanzen auf chemische Reize anzusprechen. Diese Auffassung ist aber keineswegs zutreffend; vielmehr spricht alles dafür, daß die Gallen ätiologisch betrachtet ebenso verschiedenartig untereinander sind wie in morphologischer und anatomischer Beziehung.

Es ist oft beklagt worden, daß es bisher nicht gelungen sei, Gallen „künstlich" entstehen zu lassen, d. h. unter der Einwirkung bekannter oder relativ leicht kontrollierbarer Faktoren an geeigneten Gewächsen Gebilde entstehen zu lassen, die in den wesentlichen Punkten mit den in der

[1]) *Beyerinck*, Über das Cecidium von Nematus capreae auf Salix amygdalina. Bot. Ztg., 1888, Bd. XLVI, S. 1.

[2]) *W. Magnus* kommt zu abweichenden Resultaten. Vgl. Experimentell-morphologische Untersuchungen. Ber. d. Deutschen Bot. Ges., 1903, Bd. XXI, S. 129.

Natur von pflanzlichen oder tierischen Gallenerzeugern produzierten übereinstimmen. In der Tat ist das Ergebnis aller Bemühungen, durch Einspritzen oder Aufträufeln von Stoffen verschiedenster Art und Konzentration die Bildung von „Gallen“ hervorzurufen, immer durchaus negativ ausgefallen. Andrerseits gibt es Fälle genug, in welchen wir unter dem Einfluß anderer Agenzien abnorme Formen an den Pflanzen entstehen sehen, die mit Gallen so sehr übereinstimmen, daß selbst der Kenner nicht selten Mühe hat zu entscheiden, ob in dem gerade vorliegenden Falle die Mißbildung durch Parasiten hervorgerufen wurde, also als „Galle“ zu bezeichnen ist, oder ob andere Faktoren jene haben entstehen lassen. Ich meine die große Zahl der verschiedenartigen Vergrünungen, Blütenfüllungen, Blütenprolifikationen usw., kurz die Vertreter der organoiden Gallen. Bei zahlreichen anderen Beispielen aus dieser Kategorie wird andrerseits der Geübte leicht erkennen können, daß eine organoide Mißbildung parasitären Ursprungs vorliegt. Bei diesen Formanomalien treten zu den Eigenschaften, die wir von nichtparasitären Bildungen her kennen, noch andere hinzu, die erfahrungsgemäß auf Erzeugung durch Parasiten hinweisen. Bestimmte Eigentümlichkeiten teilen diese Gallen also mit ähnlichen Bildungen anderen Ursprungs, bestimmte andere Eigenschaften, z. B. starke Haarbildung, auffälliges Dickenwachstum einzelner Anteile, machen auf ihre Gallennatur aufmerksam.

Ähnliche Betrachtungen lassen sich nicht nur mit den organoiden, sondern auch mit den histioiden Gallen anstellen. Im folgenden sollen die Gallen mit pathologischen Gebilden anderer Art verglichen werden; wir wollen dabei prüfen, ob wir nicht wenigstens einige der Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungsprozesse, die wir bei der Gallengenese sich abspielen sehen, mit den aus anderen Kapiteln der Pflanzenpathologie bekannten Vorgängen vergleichen oder identifizieren können.

1. Anomalien infolge abnormer Ernährung, namentlich infolge abnorm reichlicher Ernährung, lassen sich experimentell an Gewächsen der verschiedensten Art leicht feststellen. Den Züchtern ist längst bekannt, daß überernährte Exemplare abnorme Blatt- und Blütenformen entwickeln können. An den Wurzeltrieben von Holzpflanzen sehen wir abnorm gestaltete Blätter auftreten, laciniate Spreiten anstatt ungegliederter, Aszidien oder tütenförmige Blätter statt ebenen u. dgl. m.[1]); derartige Blattmißformen sind auch von den organoiden Gallen her bekannt. An den Wurzeltrieben von

[1]) Zweispitzige Blätter, die an Wurzeltrieben nicht selten sind, auch nach Verbiß durch Tiere oder starkem Zurückschneiden gar nicht selten, z. B. an Tilia, die überhaupt zu allerhand Blattmißformen neigt, auftreten, können auch nach parasitärer Infektion entstehen. *Bail* hat den Nachweis erbracht, daß die zwei- und mehrspitzigen Blätter von Syringa nach Verletzung sehr jugendlicher Blätter durch Gracilaria entstehen (s. o.); es handelt sich bei der Produktion einer zweiten und dritten Blattspitze um einen ähnlichen Regenerationsvorgang wie nach Verwundung sehr jugendlicher Blattanlagen, wie sie zuerst *Göbel* an Farnen ausführte. Aus den gespaltenen Blattanlagen entwickeln sich gespaltene, d. h. zweispitzige Blätter (*Göbel*, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biolog. Zentralbl., 1902, Bd. XXII, S. 385, 503; Beobachtungen an Polypodium heracleum).

Sambucus beobachtete *Göbel* „verlaubte" Nebenblätter; die gleiche Umwandlung unscheinbarer Stipulae in stattliche Spreiten erfolgt an den Sprossen von Populus tremula nach Infektion durch Eriophyes dispar, wie oben zu schildern war.

Planmäßig angelegte Experimente haben gezeigt, wie mannigfaltige Varianten im Blütenbau infolge abnormer Ernährung der blühenden Individuen bemerkbar werden können: Apetalie, Vergrünung der Blütenhülle und der Geschlechtsorgane, Prolifikationen an Blüten und Blütenständen, Auftreten metaschematischer Blüten u. dgl. m.[1]) Alle diese Erscheinungen sind wir bei organoiden Blütengallen anzutreffen gewöhnt.

In den genannten Fällen handelt es sich um Ernährungsstörungen, die sich im Experiment willkürlich und beliebig oft wiederholen lassen; die Ursachen der Störungen sind bekannt. Komplizierter liegen die Dinge bei denjenigen Fällen, in welchen lokale Schädigungen — Pilzinfektion an den Wurzeln, Fraßschädigung durch wurzelbewohnende Insekten — organoide Mißformen an den vegetabilischen oberirdischen Teilen oder in der Blütenregion hervorrufen. Als Gallenbildungen können dergleichen Bildungen offenbar nicht angesprochen werden (vgl. die oben S. 116 gegebene Definition), da hier der Parasit, auf dessen Tätigkeit die Bildung des abnormen Wachstumsproduktes zweifellos zurückzuführen ist, räumlich von diesem meist getrennt bleibt und keinerlei ernährungsphysiologische Beziehungen zu ihm unterhält.[2]) *Molliard* beobachtete Füllungen von Blüten an Scabiosa columbaria, nachdem an den Wurzeln Älchen (Heterodera radicicola) sich angesiedelt hatten; bei Primula officinalis trat nach demselben Autor Blütenfüllung nach Infektion der Wurzeln durch Dematium, an Saponaria wohl nach Besiedlung der Wurzeln durch ein Fusarium auf.[3]) Auch hier handelt es sich also um Organmißformen, die auch das Repertoire der organoiden Gallen kennt.

Zum Vergleich zeigen Fig. 78 und Fig. 79 nebeneinander einen blühenden Sproßabschnitt von Trifolium hybridum und mehrere Infloreseenzen von Scabiosa maritima; an ersterem sind die Blüten vereinzelt und durchwachsen, derart, daß manchmal aus jeder Blüte wieder ein neues Blütenköpfchen entsteht, dessen Blüten ihrerseits allerhand Anomalien erkennen

[1]) Vgl. namentlich *G. Klebs*, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903; Über künstliche Metamorphosen; Abhandl. d. naturf. Ges., Halle 1906, Bd. XXV.

[2]) *Ross*, Die Pflanzengallen usw., S. 4, Jena 1911, ist anderer Ansicht und will auch diese Fernwirkungen zu den Gallen rechnen, „um nicht Gebilde von gleicher äußerer Beschaffenheit und gleichen inneren Ursachen ausschließen zu müssen". Ob dieses Prinzip für die besonderen Zwecke, welchen ein Bestimmungsbuch dienen will, sich empfiehlt, mag dahingestellt bleiben; ich bin der Meinung, daß eine brauchbare Umgrenzung des Gallenbegriffs sich mit ihm nicht fördern lassen wird. Auch viele Minierererscheinungen, welche mit Gewebebildung verbunden sind, müßten dann zu den Gallen gerechnet werden, die mit Wachstumserscheinungen verbundenen Reaktionen des Pflanzenkorpers auf Fraßschaden (vgl. z. B. das oben, S. 143, über die Syringablätter Gesagte) u. a. m.

[3]) Vgl. z. B. *M. Molliard*, Fleurs doubles et parasitisme. C. R. Acad. Sc. Paris 1901, T. CXXXIII, p. 548

lassen: im wesentlichen dieselben Anomalien zeigen die Inflorescenzen der Scabiosa. Der Unterschied liegt darin, daß an den Blüten der Trifolien

Fig. 78.



Deformation der Blüten und Inflorescenzen von Trifolium hybridum (ohne parasitäre Infektion der blühenden Pflanzenteile). (Nach *Küster*.) *

sich nirgends Spuren einer parasitären Besiedlung erkennen ließen wahrscheinlich handelte es sich auch hier um wurzelschädigende Parasiten.

während bei Scabiosa maritima die gleiche Anomalie eine Folge der Besiedlung durch eine Eriophyesspezies ist.

Bei allen typischen Gallen handelt es sich im Gegensatz zu den bisher beschriebenen gallen ä h n l i c h e n Gebilden um streng lokalisierte Formanomalien, um Gebilde, die an eben denjenigen Stellen des Pflanzen-

Fig. [illegible]



Dieselben Deformationen wie in Fig. 78 an Scabiosa maritima nach Infektion der Blütenstände durch eine Eriophyesspezies. (Nach *Küster*.)

körpers sichtbar werden, an welchen der Parasit seinen Reiz auf jenen ausgeübt hat. Lokale Wirkung von Parasiten auf die Ausgestaltung der Pflanzenorgane, die gleichwohl nicht zur Bildung von Gallen, sondern nur zu gallenähnlichen Gebilden führt, liegt dann vor, wenn in den Achsen der Wirtspflanzen Insekten minieren und dadurch organoide Blütenmißbildungen

hervorrufen: Trifolium pratense bildet Blütenanomalien, wenn im Stengel Hylastinus obscurus miniert. Melilotus arvensis nach Infektion durch Apion meliloti; „Scheidentriebe" bilden sich an Pinus silvestris nach Fraßschädigung durch Retinia buoliana; auch „Hexenbesen", Blattduplikaturen und Faszia-tionen können nach ähnlichen lokalen Schädigungen zustande kommen.[1]

Wenn so viele Formen, welche die organoiden Gallen kennzeichnen, auch außerhalb des Reiches der Gallen sich wiederholen und sich als Reaktion der Pflanzen auf irgend welche Ernährungsstörungen zu erkennen geben — sei es, daß diese durch nagende Parasiten oder durch andere Eingriffe in das Leben der Pflanze oder ihrer einzelnen Teile zustande kommen —, so haben wir offenbar keinen Grund, die Entstehung der an organoiden Gallen auftretenden Mißformen auf spezifische chemische Wirkungen der Gallenerzeuger zurückzuführen. Wollten wir den Vergleich zwischen pflanzlichen Formanomalien verschiedener Provenienz noch weiter ausführen, als es hier geschehen, so ließe sich zeigen, daß zu allen Arten der organoiden Gallen Analoga unter den „Nichtgallen" sich finden ließen; der Schluß ist daher berechtigt, daß bei der Entstehung aller organoiden Gallen Ernährungsstörungen wirksam sind, die keine spezifische Wirkungsweise der Gallenerzeuger bedeuten. Sehr viele organoide Gallen werden ausschließlich auf diese auch anderweitig auftretenden und analog wirkenden Störungen zurückzuführen sein — und zwar diejenigen, von welchen wir vorhin sagten, daß sie in ihrer Gallennatur schwer zu erkennen und von nichtparasitären Mißbildungen kaum zu unterscheiden seien —, während für die Erzeuger anderer organoider Gallen die Möglichkeit in Erwägung zu ziehen ist, daß von ihnen außer jenen nichtspezifischen Störungen noch andere spezifische Wirkungen ausgehen, so daß sich an den von ihnen hervorgerufenen Gallenprodukten die Symptome der oben besprochenen nichtparasitären Organmißformen kombinieren mit Charakteren anderer Art, die wir von jenen her nicht kennen. —

Wir haben unsere vergleichend-pflanzenpathologischen Betrachtungen mit den organoiden Gallen begonnen, weil ihre Ähnlichkeit mit Anomalien anderer Herkunft besonders auffallend ist und diese Ähnlichkeit eine sehr umfangreiche, auch sonst gut gekennzeichnete und umgrenzte Gruppe von Gallen charakterisieren hilft. Aber auch die histioiden Gallen gestatten eine ähnliche Analyse[2]), wie an einer Reihe von Beispielen in Kürze gezeigt werden soll.

2. Wundgewebe, die nach Verletzung an primären und sekundären Geweben der Pflanze als Callus, Wundholz und Wundkork entstehen, kommen für den Vergleich mit Gallen wenigstens mit ihren beiden ersten Formen in Betracht. Daß der Entstehung sehr vieler Gallen eine, wenn auch geringfügige Verwundung des Wirtsorganes vorausgeht, ist nicht zu bezweifeln; intensivere Wundreize und lange anhaltende gehen später von dem heran-

[1]) Weitere Beispiele und Literatur bei *Küster*, a. a. O., 1911, S. 273 ff.

[2]) Eine solche habe ich ausführlicher, als es hier geschieht, 1911 a. a. O., S. 261 ff. gegeben.

wachsenden Gallenbewohner aus, der das ihn umgebende Gallengewebe verzehrt. Auch die Pilze üben vielleicht dann, wenn ihre Hyphen die Membranen durchbohren und ins Innere der Zellen eindringen oder bei der intercellularen Form ihres Daseins zwischen benachbarte Zellen sich drängen, Wundreize auf das Wirtsgewebe aus.

Jedenfalls ist nicht zu bestreiten, daß zwischen vielen Gallen und den typischen Wundgeweben der Pflanzen in ihrer äußeren Form und ihrer inneren Struktur eine sehr auffallende Ähnlichkeit besteht.

Die Äste von Fraxinus, Ampelopsis, Rubus u. a. bilden an Stellen, welche geknickt, aber nicht völlig durchgebrochen worden sind, im Laufe einer Vegetationsperiode große wundholzartige, winkel- oder knollenförmige Geschwülste, die äußerlich ganz und gar den Sproßgallen mancher Holzpflanzen (Populus tremula, Rubus u. a.) gleichen.

Noch auffälliger ist die Übereinstimmung im anatomischen Aufbau. Mit den Calluszellen haben viele Gallen den Reichtum an undifferenziertem Parenchym, an kurzgliedrigen, parenchymatischen Tracheïden gemeinsam, mit dem Wundholz ebenfalls die Reichlichkeit parenchymatischer Elemente und das Auftreten kurzer Tracheïden. Je nach der Stärke der Infektion sehen wir bei den Holzgallen des Myxoxylus laniger, der Blutlaus, bald prosenchymatische Elemente, die noch den des normalen Holzes ähnlich sind, bald weiches Parenchym vorherrschen oder gar ausschließlich undifferenziertes oder wenig differenziertes Parenchym zur Entwicklung kommen. Dieselben Unterschiede machen sich nach Verwundung eines Pappelzweiges u. dgl. an den Produkten des Cambiums, die unter dem Einfluß des Wundreizes gebildet worden sind, bemerkbar; an der Wundfläche selbst entsteht der weiche parenchymatische Callus mit einzeln eingestreuten Tracheïden oder kleinen Tracheïdengruppen; in geringem Abstand von der Wundfläche entsteht kurzgliedriges Wundholz und in größerem Abstand langgliedriges, das dem normalen sekundären Xylem fast gleich ist.

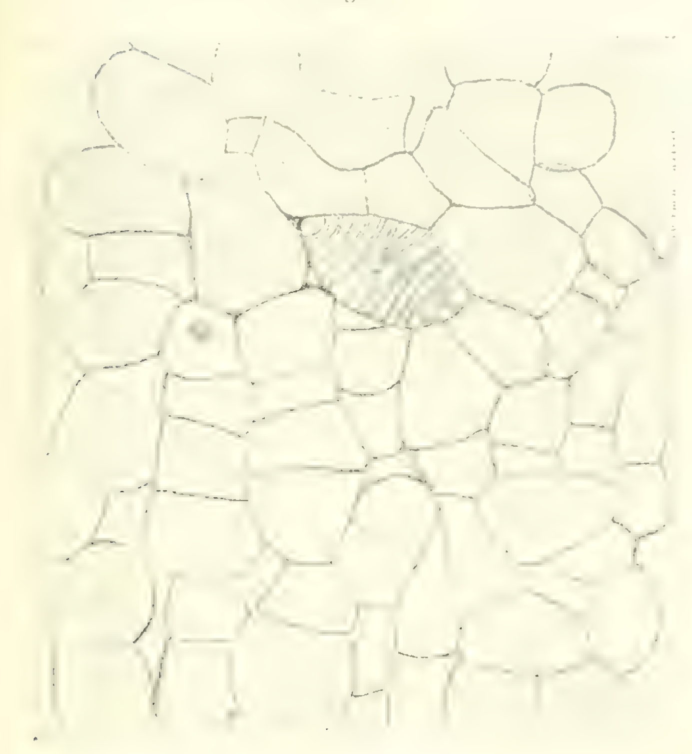
Fig. 80 und 81 zeigen nebeneinander die besprochenen Gewebeformen.

Bei der von der Blutlaus erzeugten Galle zeigt uns der Gewebeaufbau nichts anderes, als die typischen Wundgewebe der Holzpflanzen zu zeigen pflegen; dasselbe gilt z. B. für die Galle, welche Adelges fagi an Buchenzweigen erzeugt, und auch an das, was eingangs über die von Phytomyza ilicis hervorgerufenen Fraßbilder etc. zu sagen war, mag nochmals erinnert werden.

Das andere Extrem soll die von Biorrhiza pallida an Quercus erzeugte Galle veranschaulichen: die Galle wird in der Weise erzeugt, daß das Muttertier eine Winterknospe halb durchsägt und auf der Schnittfläche zahlreiche Eier deponiert. Das bloßgelegte Gewebe proliferiert später sehr üppig, es entsteht an der Wunde eine Art Callus von ungewöhnlichen Dimensionen, die die Eier, später die Larven umschließt. In ihrem Habitus stimmt die Galle durchaus mit typischen Calluswucherungen überein (vgl. Fig. 82); auch gewisse anatomische Kennzeichen (Fehlen einer typischen Epidermis u. a.) hat die Pallidagalle mit den Calluswucherungen ge-

meinsam; die Untersuchung ihres Innern macht aber mit anatomischen Merkmalen bekannt, die bei Callusbildungen niemals auftreten (Umgrenzung der einzelnen Larvenhöhlen von verschiedenartigen Gewebslagen); auch ist nicht zu übersehen, daß die Galle weit größere Dimensionen erreicht, als ein nicht infizierter Callus an Eichenzweigen selbst unter günstigen Entwicklungsbedingungen jemals erreichen kann. Wir folgern daher, daß zwar auch bei Entstehung der Pallidagalle ähnliche Faktoren wirksam werden wie nach Verletzung von Ästen oder Knospen, daneben aber noch spezifische Agenzien, die für die Wirkungsweise des Parasiten charakteristisch sind, in Aktion treten.

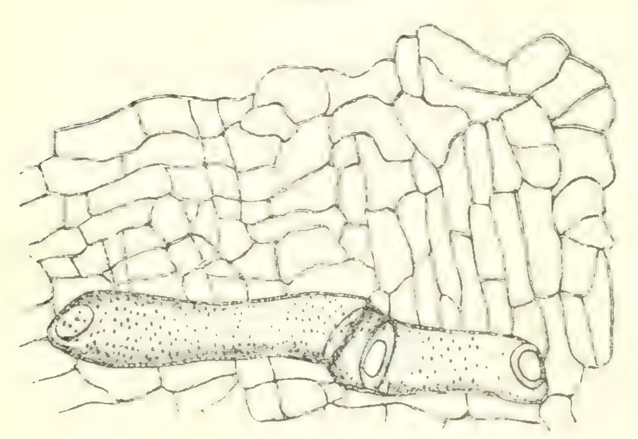
Fig. 80.



Callusgewebe eines Stecklings von Populus pyramidalis; undifferenziertes Parenchym mit einer Tracheïde. (Nach *Küster.*)**



Fig. 81.



Parenchymatisches Gallenholz ohne erkennbare Längsreihen (Myzoxylus laniger auf Pirus malus); in dem dünnwandigen undifferenzierten Gewebe liegen zwei parenchymatische Tracheïden. (Nach *Prillieux.*)**

Fig. 82.

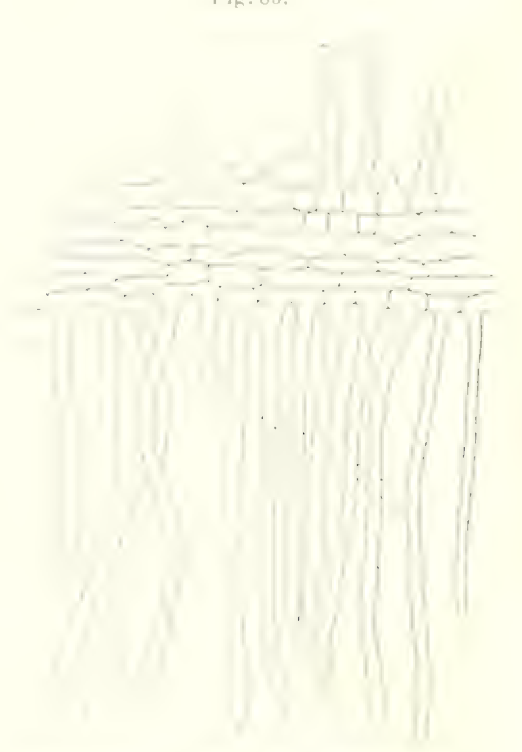


Callusähnliche Galle der Biorrhiza pallida an Quercus; die unter der Galle stehenden Seitenäste sind gestutzt. (Nach *Küster.*)

3. Abnorme osmotische Verhältnisse sind unzweifelhaft imstande, die Wachstums- und Gestaltungstätigkeit der pflanzlichen Gewebe in abnorme Bahnen zu lenken: Überschuß an Wasser, abnorme Steigerung des Turgordruckes führen in vielen Fällen zur Bildung abnorm großer, oft auffallend langer und schlauchförmiger Zellen, die bald im Innern eines Pflanzenorganes als abnorme Gruppe von Palisaden erscheinen, bald an seiner Oberfläche einen pinselähnlichen oder samtartigen Haarrasen oder ein krystallinisch glänzendes Häufchen farbloser locker geschichteter Zellen zustande bringen (hyperhydrische Gewebe, Intumescenzen u. a.).

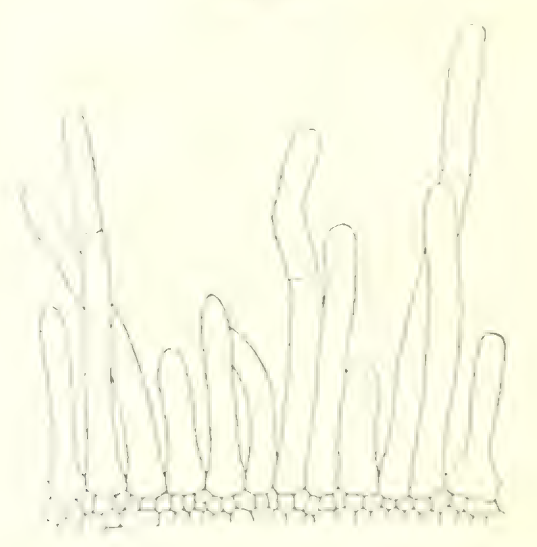
Die Ähnlichkeit dieser abnormen Gewebeformen, die sich im Experiment leicht hervorrufen lassen, mit gewissen einfachen Gallenbildungen wird durch die Figuren 83 und 84 erläutert. Fig. 83 zeigt eine Erineumgalle (Eriophyes tiliae auf Tiliablättern) mit langen, geraden, schlanken Haaren und Fig. 84 eine „Intumescenz" der Perikarpinnenseite von Pisum sativum: die Ähnlichkeit der beiden Gebilde ist sehr groß und wird dadurch noch bedeutsamer, daß Haare von solchen Dimensionen und mit dem charakteristischen gerundeten Ende normalerweise an den oberirdischen Teilen der beiden genannten Gewächse nicht auftreten. Der auch in den Abbildungen kenntliche Unterschied zwischen den einzelligen Haaren der Lindengalle und den zuweilen zweizelligen der Erbsenintumescenz verliert dadurch an Bedeutung, daß auch die Zellen des Lindenerineums, wie oben zu beschreiben war, zweikernig sind, andrerseits hyperhydrische Gewebe bekannt sind, bei welchen die hypertrophierenden Zellen mehrkernig werden, ohne sich zu teilen.[1])

Fig. 83.



Querschnitt durch ein Lindenblatt an der von Eriophyes tiliae infizierten Stelle. (Nach *Küster*.)*

Fig. 84.

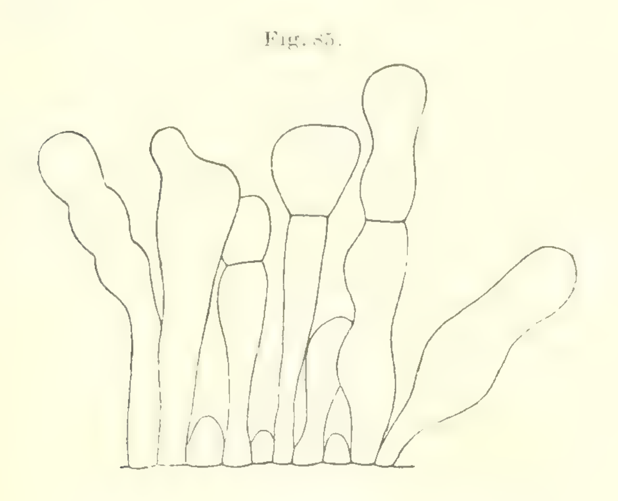


Intumescenz des Perikarps (Innenseite) von Pisum sativum. (Nach *Küster*.)*

[1]) Vgl. Z. *Wojcicki*, Zur Cytologie der hyperhydrischen Gewebe bei Solanum tuberosum L. Sitzungsber. Warschauer Ges. Wiss., 1910.

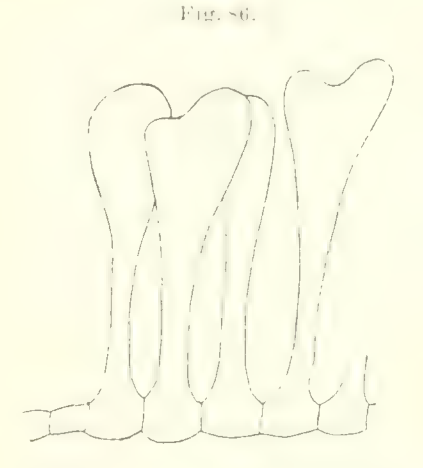
Neben geraden Erineumhaaren sind solche bekannt, welche einen schlanken Stiel und einen mehr oder minder breit und auffällig aufgetriebenen Kopf unterscheiden lassen (vgl. Fig. 71). Versuche mit Wurzelhaaren, Siphoneen und ähnlichen mit Spitzenwachstum begabten Zellenformen haben gezeigt, daß infolge osmotischer Störungen ihre normale gleichmäßig-zylindrische Form durch allerhand Erweiterungen und Einschnürungen gestört werden kann[1]), so daß sie den erwähnten Erineumhaaren ähnlich werden. Auch die breiten Köpfe gewisser Erineumhaare dürfen wir auf dergleichen Störungen zurückführen. Die Berechtigung unseres Vergleiches der Erineumgallenform mit den hyperhydrischen Geweben wird durch sie nicht widerlegt. Fig. 85 zeigt eine Intumescenz am Perikarp von Cytisus, bei deren Ausbildung die Erweiterungen an den Spitzen der einzelnen haarähnlichen Gebilde ebenso gesetzmäßig ein-

Fig. 85.



Intumescenz des Perikarps (Innenseite) von Cytisus laburnum. (Nach *Küster*.) *

Fig. 86.



Haare des von Eriophyes rudis (auf Betula) erzeugten Erineumrasens. (Nach *Küster*.) *

treten wie bei den Haaren der auf Alnus, auf Betula u. a. erscheinenden Erineumflecke. Mit Fig. 86 wird neben die vorige die Abbildung des von Eriophyes rudis erzeugten Erineums gestellt, die sich von den der Cytisus-Intumescenz in demselben Sinne unterscheiden, wie die beiden zuletzt verglichenen Gebilde.

Trotz der Ähnlichkeit zwischen den histologischen Eigentümlichkeiten mancher Gallen und der hyperhydrischen Gewebe besteht zwischen beiden Kategorien und selbst zwischen den hier angeführten Beispielen mancher Unterschied: bei den Erineumgallen würden namentlich der große Plasmareichtum ihrer Zellenformen und die kräftige Ausbildung der Zellmembran als Differenzen zu berücksichtigen sein. Es scheint mir daher zwar der Schluß zulässig, daß bei der Entstehung mancher Gallen, z. B. der hier angeführten und ähnlicher Erineumformen, ähnliche oder dieselben osmotischen Alterationen des Zellenlebens ursächlich wirksam werden wie bei der Bildung der Intumeszenzen u. dgl., andrerseits aber ist zu betonen,

[1]) Vgl. *E. Küster*, Pathol. Pflanzenanat., 1903, S. 120ff.

daß diese Faktoren nicht zur kausalen Erklärung der Erineumgallen usw. genügen, denn es sind bisher keine hyperhydrischen Gewebe bekannt geworden, bei deren Entstehung wir allein nach osmotischen Störungen so plasmareiche und so dickwandige Zellen heranwachsen sehen, wie wir sie von den oben erwähnten Gallen her kennen.

4. Der Vergleich zwischen den Gallen — namentlich den histioiden — und pflanzenpathologischen Gewebeformen anderer Art macht uns mit einer Fülle von histologischen und morphologischen Eigentümlichkeiten bekannt, die wir bisher nur von den Gallen her kennen. Diese Erkenntnis legt uns die Folgerung nahe, daß bei der Entstehung der Gallen Faktoren wirksam sind, die — soweit wir bisher wissen — nur bei diesem Vorgang im Spiele sind. Dabei kann es sich nur um chemische Reize handeln.

Über die chemische Natur der Stoffe, die man für das Zustandekommen so vieler spezifischer Eigentümlichkeiten der Gallen verantwortlich zu machen hat, ist bisher nicht das Geringste bekannt. In Anbetracht der geringen Dosen, die jedesmal auf die Wirtspflanze wirken, und der energischen Wirkung, die von ihnen ausgeht, war man geneigt, auf Fermente zu raten; doch läge gewiß kein Verstoß gegen die Erfahrungen der physiologischen Chemie in der Annahme, daß ganz anders geartete Stoffe die weitreichende und intensive Wirkung ausüben, die wir bei der Gallengenese in Erscheinung treten sehen.

Trotz dieser Unkenntnis über die chemische Natur des hypothetischen Gallenvirus wird es durchaus nicht verfrüht sein, die chemische Theorie der Gallengenese als berechtigte Arbeitshypothese anzuerkennen.

Daß der vom Gallenerzeuger ausgehende Stoff wasserlöslich ist, wird ohne weiteres als sehr wahrscheinlich angenommen werden dürfen: wir sehen die Wirkung des Stoffes nicht auf diejenige Stelle beschränkt bleiben, an welcher er abgelagert wurde, sondern durch Diffusion sich verbreiten. Die Membranen der Zellen sind für das Gift permeabel; zwar gehen die Meinungen der Autoren hinsichtlich der Frage, ob Gallen, insbesondere Cynipidengallen auch ohne jede Verwundung seitens des Gallenerzeugers erzeugt werden können, auseinander: *Beyerinck* beantwortet die Frage im positiven Sinne, während *W. Magnus* und *Weidel* auch für die von jenem herangezogenen Beispiele Verwundung beobachtet haben.[1] Auf alle Fälle ist klar, daß nicht die verwundeten Zellen, sondern die intakt gebliebenen nach der Galleninfektion zu wuchern beginnen und die Galle liefern. Selbst in ansehnlichem Abstand von der Infektionsstelle sehen wir die für die betreffende Gallenspezies charakteristischen Wachstums- und Differenzierungsprozesse eintreten.

Nicht in allen Fällen reicht der Reiz, der die Pflanzenzellen zu spezifischen Wachstumsleistungen anregt, so weit; bei manchen Synchytriumgallen bleibt nicht nur der Gallenerzeuger während seiner ganzen Entwick-

[1]) *Küster*, 1911, a. a. O. S. 284 ff.

lungsdauer, wie wir bereits vorhin mitzuteilen hatten, auf eine Zelle beschränkt, sondern allem Anschein nach auch der Gallenreiz: nur eine Zelle betätigt sich mit abnormem Wachstum — und bei denjenigen Synchytriumgallen, bei welchen auch die der Wirtszelle benachbarten Zellen Wachstum und sogar Teilung erfahren, bleibt es zum mindesten zweifelhaft, ob die Wachstumsleistungen der Nachbarzellen als „spezifisch" einzuschätzen, d. h. ob sie auf die Wirkung eines spezifischen Gallenvirus zurückzuführen oder als Reaktion des Gewebes auf Ernährungsstörungen — wie sie auch nach anderen Eingriffen zustande kommen — zu betrachten sind.

Der Stoff, der die Bildung der einzelligen Synchytriumgallen erzeugt, diffundiert also dem Anschein nach nicht; ob der Grund hierfür in seiner von vornherein kolloidalen Beschaffenheit liegt oder darin, daß er in der Zelle erst seine Diffusibilität verliert (durch chemische Bindung, durch Adsorption z. B.), muß dahingestellt bleiben.

Die Gallen des Oligotrophus Reaumurianus rufen an Lindenblättern linsenartige Schwellungen hervor: die Dicke dieser Gewebelinsen nimmt während der sommerlichen Entwicklung der Gallen beträchtlich zu, ihre Ausdehnung in der Ebene der Blattspreite bleibt, nachdem die ersten Stadien der Entwicklung erreicht sind, ungefähr dieselbe. Jugendliche Gallen der Pontania proxima bilden ebenfalls flache Gewebeschwielen an den Blattspreiten von Salix; diese Schwielen gewinnen zwar an Ausdehnung, aber nicht mehr, als dem Flächenwachstum der Blätter entspricht, wachsen aber in den ersten Wochen ihres Daseins stark in die Dicke. Das Diffusionsareal der Gallen erreicht also, wie wir aus diesen und anderen ähnlichen Beobachtungen folgern, sehr bald seine definitiven Grenzen; der diffundierende, wachstumfördernde Giftstoff wird offenbar nur während der ersten Phasen der Gallenbildung in das Gewebe strömen; eine später folgende weitere Lieferung von Gallengift findet in den angeführten und ähnlichen Fällen allem Anschein nach überhaupt nicht statt, oder sie ist so gering, daß sie eine Erweiterung des Diffusionsareales nicht hervorzurufen vermag. Den Fortschritt des Dickenwachstums der Gallen, den wir auch in späteren Phasen ihrer Entwicklung beobachten, werden wir aber nicht auf immer weiter fortgesetztes Nachströmen von Gallenvirus innerhalb der bereits affizierten Gewebemassen zurückführen, sondern als Reaktion der Zellen auf die bis in frühere Entwicklungsphasen zurückreichende chemische Reizung zu betrachten haben.

Mit jugendlichen Gallen von Pontania proxima führte ich verschiedenartige Pfropfversuche aus, z. B. in der Weise, daß die Gallen von ihrem Blatt getrennt, oben und unten durch Rasiermesserschnitte ihrer Epidermis beraubt und zwischen Holz und Rinde jugendlicher Weidenstecklinge der entsprechenden Spezies (Salix amygdalina) geschoben wurden. Die Gallen entwickelten sich an dem ihnen fremden Substrat gut und fast bis zu derselben Größe, die sie im normalen Gewebezusammenhang erreichen; die Stoffe, die ihnen das Achsengewebe zuführt, sind also zur Ernährung dieser

Gallen, die wir in der Natur ausnahmslos als Blattgallen entwickelt finden, durchaus tauglich. Zu einer festen Verwachsung zwischen dem Gallengewebe und dem stark proliferierenden Gewebe der Rinde kam es aber nicht: vor allem ließ sich ferner konstatieren, daß die Zellen der Rinde sich nirgends von dem sie berührenden Gallengewebe in ihrem Wachstum qualitativ beeinflussen ließen. Anzeichen dafür, daß aus dem in Entwicklung begriffenen Gallengewebe spezifische Gallengiftstoffe in das normale Nachbargewebe übertreten und auf dieses ihren spezifischen Reiz ausüben könnten, wurden niemals beobachtet. Negativ ausfallende Versuche sind zwar nicht sonderlich beweiskräftig, gleichwohl glaubte ich sie in diesem Zusammenhang erwähnen zu sollen. Weitere Pfropfversuche mit Gallengeweben will ich späterhin anstellen.

Die Fortleitung des chemischen Reizes, der mit der Galleninfektion sich verbindet, findet nicht unter allen Umständen und nach allen Richtungen gleich gut statt. Bei den auf Blattspreiten erzeugten Gallen ist der Einfluß der Leitbündel auf die Verbreitung des Gallenreizes und somit auf die Form der Galle unverkennbar. Die Gallen des Eriophyes centaureae (auf Centaurea scabiosa) sind kreisrund, wenn sie nirgends an die stärkeren Nerven der Spreite grenzen; wird auch ein Nerv infiziert, so folgt die Galle diesem, sie erscheint in der Richtung des Leitbündels ausgezogen und verliert dabei ihren kreisrunden Umriß. Die Nerven, welche im Blatt von Salix caprea auf die Infektionsstellen des Oligotrophus capreae var. major hinführen, sind sehr dick und parenchymreich und schon als Teil der Galle selbst anzusprechen.

Pemphigus marsupialis und andere Gallentiere erzeugen an den Nerven ihrer Wirtsblätter langgestreckte, schwielenartige oder faltenähnliche Gallen; inwieweit diese Form durch die geförderte Leitung des Reizes in der Richtung der Blattrippen zustande kommt oder durch Wanderung des gallenerzeugenden Tieres längs der Rippen, bedarf näherer Untersuchung.

Eine andere Wirkung der stärkeren Blattnerven auf die Gallenausbildung besteht darin, daß sie die Verbreitung des Gallenreizes hindern: es ist auffallend, wie scharf die großen, blasenähnlichen Gallen der Pontania vesicator (auf den Blättern von Salix purpurea), die die Breite eines halben Wirtsblattes völlig in Anspruch zu nehmen pflegen, von der Mittelrippe begrenzt werden; jenseits der letzteren ist niemals eine Spur von Einwirkung der Galleninfektion auf das Blattgewebe zu beobachten.

Verbreitet sich der Gallenreiz parallel zu den stärkeren Leitbündeln eines Blattes, so wird seine Verbreitung durch diese oft gefördert; Leitbündel, welche senkrecht zur Diffusionsrichtung des Gallenvirus verlaufen, üben sehr oft einen deutlich hemmenden Einfluß aus. Dieselbe Wirkung wie auf die Verbreitung des Gallengiftstoffes haben die Leitbündel bei den Pilzgallen auch auf die Gallenerzeuger selbst; wie scharf ihr Verbreitungsareal von den stärkeren Nerven umgrenzt wird, ist z. B. bei den Gallen des Exoascus Tosquinetii (auf Alnus) erkennbar.

Trichopsylla Walkeri ruft an den Rändern der Blätter von Rhamnus gelbliche, ohrmuschelartige, knorpelig dicke Gallen hervor. Auch die Nachbarschaft der Gallen wird chemisch von diesen her beeinflußt, wie sich namentlich an der gelben Färbung der benachbarten Spreitenteile erkennen läßt. Es handelt sich aber nicht um eine kreisrunde Diffusionszone, sondern um ein Areal, das bis zu den nächsten stärkeren Nerven — zweiter oder dritter Ordnung — reicht (Fig. 87); wir folgern, daß von der Galleninfektionsstelle her ein chlorophyllzerstörender Stoff im Blattgewebe sich verbreitert; die Bedingungen zu spezifischer Wachstumsfähigkeit wie an der Galleninfektionsstelle selbst sind aber im peripherischen Verbreitungsbezirk dieses Stoffes nicht verwirklicht.

Fig. 87.



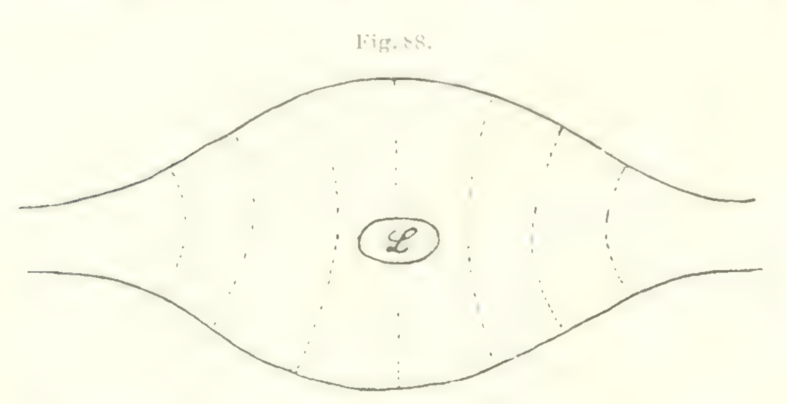
Begrenzung des Gallenreizfeldes durch die Nerven; Trichopsylla Walkeri auf Rhamnus cathartica. (Nach *Küster*.)*

So wie bei der Rhamnusgalle sehen wir auch bei vielen anderen rings um die Gewebewucherung eine ringförmige Zone, nicht selten sogar mehrere konzentrische Ringe von verschiedener Farbe sich bilden, die man auf die von der Galle her diffundierenden Stoffe zurückzuführen geneigt sein könnte, vielleicht aber auch auf indirekte Wirkungen der Galleninfektion zurückzuführen hat. Jugendliche Gallen der Pontania proxima haben meist einen dunkelroten Ring an ihrer Peripherie. Die Gallen des Oligotrophus Reaumurianus (auf Tilia), des Eriophyes laevis (auf Alnus) und verschiedene andere sind von kreisrunden blassen Zonen umgeben, während die blaßgrünen Gallen der Tetraneura ulmi (auf Ulmus) von ganz unregelmäßig gestalteten, oft von den stärkeren Nerven umgrenzten verfärbten Teilen der Blattspreiten umgeben werden.

Sollte in diesen und ähnlichen Fällen das Gallengift es sein, welches durch Diffusion sich weiter verbreitend die Verfärbung der peripherischen Zonen veranlaßt, so wäre zu fragen, welche Gründe das Ausbleiben der Gewebeproliferation an den peripherischen Zonen des Diffusionsareals bedingen. Wir könnten mit der Annahme, daß an den peripherischen Zonen die Konzentration des cecidogenen Stoffes zu gering ist, das Phänomen

ebensogut erklären wie mit der weiteren Annahme, daß die wachstumfördernden Bestandteile des Gallengiftes auf die zentralen Teile beschränkt bleiben, andere begleitende Stoffe aber weiter vorzudringen imstande sind als jene: daß tatsächlich die Konzentration der wirksamen Stoffe bei der Entstehung und Gestaltung der Gallen eine große Rolle spielen, kann bereits aus der Linsenform vieler Blattgallen mit großer Wahrscheinlichkeit erschlossen werden: in der Mitte, d. h. an der Stelle stärkster Reizung ist das Wachstum am intensivsten und erreicht die Galle ihre größte Dicke; je größer der Abstand von der Infektionsstelle, um so schwächer die Reaktion. Gallen, die nach diesem in Fig. 88 veranschaulichten Schema aufgebaut sind, finden sich unter den Produkten der verschiedensten Gallenerzeuger. Seltener ist der oben in Fig. 77 *b* dargestellte Typus (Beispiel: Oligotrophus annulipes): in der Mitte, d. h. in nächster Nähe des Gallenerzeugers ist das Wachstum erheblich geringer als in einigem Abstand von ihm, so daß sich um das Zentrum der Galle ein ringförmiger Gewebering bildet, der — wie nebenbei bemerkt sein mag — die Epidermis von der mittleren Partie der Galle abträgt. Nach außen zu nimmt das abnorme Wachstum des infizierten Gewebes mehr und mehr ab.

Fig. 88.



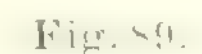
Querschnitte durch eine linsenförmige Blattgalle; stärkstes Wachstum im Zentrum (z. B. Pontania proxima auf Salix): *L* = Larvenkammer. Die Zellenreihen des Gallenparenchyms sind durch Punktreihen angedeutet. Schematisiert. (Nach *Küster.*)**

Je stärker die chemische Beeinflussung seitens des Gallenerzeugers ausfällt, um so größere Dimensionen kann die Galle erreichen: *Houard* teilt mit, daß die Gallen der Stefaniella trinacriae bei Besiedlung des Wirtsorganes (Atriplex halimus) durch einen Parasiten nur in Hyperplasie des Markes bestehen [1]; liegen aber mehrere Larven beieinander, so erreicht ihre Beeinflussung auch noch die Rinde, so daß in den verschiedenen Fällen je nach der Intensität des Gallenreizes sogar qualitativ verschiedene Produkte entstehen. Große Gallentiere haben nach *Houard* im allgemeinen einen großen „rayon d'activité cécidogénétique“, kleine Gallenerzeuger einen kleineren.

Beyerinck hat sich die Frage vorgelegt, ob das Gallengift dem Protoplasma eine dauernde Veränderung aufpräge, d. h. ob Zellenmaterial, das unter den Einfluß des Gallenreizes geraten und zu typischen Bestandteilen

[1]) *Houard*, Recherches anatomiques sur les galles de tiges; pleurocécidies. Bull. scient. de la France et de la Belgique, 1903, T. XXXVIII, pag. 401. Weitere Betrachtungen über einschlägige Fragen habe ich a. a. O., 1911, S. 279 u. ff. gegeben.

der Galle geworden ist, durch Teilung wieder normales Gewebe aus sich zu produzieren imstande ist oder nicht. Wie bereits *Beyerinck* erkannt hat, ist die Frage im verneinenden Sinne zu beantworten: Aus den Gallen, welche das Rädertier Notommata Wernecki an Vaucheria hervorruft, können wieder normale Fäden hervorsprossen; Sproßspitzengallen können bei reichlicher Nährstoffzufuhr „durchwachsen" und einen normalen Sproß aus ihrer Spitze entwickeln (vgl. Fig. 89), der nichts von den Merkmalen


Fig. 89.





Durchwachsene Galle; aus der deformierten Sproßspitze von Euphorbia cyparissias (infiziert durch Perrisia capitigena) entwickelt sich ein normaler Laubsproß. (Nach *Küster*.) Links normale Galle derselben Art. *

der Galle an sich trägt; jugendliche Gallen von Rhodites rosae (an Rosa) konnte *Beyerinck* durch Zurückschneiden des Wirtes in der Entwicklung abnorm fördern: dann sah er einzelne der zottigen Emergenzen[1]) zu einfachen oder gefiederten Blättchen von normaler Beschaffenheit werden. Ausnahmsweise kommt es vor, daß Triebspitzengallen durchwachsen und der neue Trieb nicht völlig dem normalen gleicht, dann handelt es sich aber stets um Abweichungen, die nicht den für den betreffenden Gallenerzeuger charakteristischen Gallenformen entsprechen, sondern wie sie auch unabhängig von Galleninfektion nach Ernährungsstörungen irgend welcher anderen Art (s. o.) zustande kommen, und deren Auftreten wir

[1]) *Beyerinck* hält auf diese Beobachtung hin die Emergenzen der „Bedeguare" für metamorphosierte Blattgebilde; dieser Deutung kann ich mich nicht anschließen.

daher nicht auf die fortgesetzte Wirkung spezifischer Gallengiftstoffe zurückführen dürfen.[1])

VI. Gallen und Carcinome.

Immer und immer wieder wird der Vergleich zwischen Gallen und Carcinomen gezogen. Die Gebilde beider Art mögen ja in ihrer äußeren Form belanglose Züge gemein haben — ihre Ätiologie und ihre Entwicklungsgeschichte verbieten, sie miteinander gleichzustellen.

Vor wenigen Monaten hat *Smith*[2]) über seine Untersuchungen an Bakteriengallen berichtet und dabei die Übereinstimmung maligner Neubildungen des Tier- oder Menschenkörpers mit den von ihm studierten Bakteriengallen zu erweisen versucht.

Bacillus tumefaciens ruft, wie *Smith* gezeigt hat, an Achsen und Blättern verschiedener Wirtsarten mächtige Wucherungen, „crown galls", hervor. Man kann sie durch Einimpfung der Bakterien experimentell erzeugen: an der Impfstelle entsteht eine „primäre" Galle und nicht viel später erscheinen in der Nachbarschaft „sekundäre" Gallen. Primäre und sekundäre Gallen sind nach *Smith* durch Stränge abnormen Gewebes (tumor strands) miteinander verbunden, und *Smith* nimmt an, daß es Gewebsmaterial der primären Galle ist, welches strangförmig in der Achse vorwärts wächst und schließlich die sekundären Gallen produziert. Bis in die Blätter können diese Stränge vorwärts wachsen und nach Ansicht des genannten Autors an den Blättern Gallen entstehen lassen, die sich aus Achsengewebe aufbauen, das bis in die Blätter hineinwachsend gewandert ist. *Smith* beruft sich auf die Struktur der an Blättern entstandenen sekundären Gallen; diese haben den Bau einer Achsengalle, während primäre Blattgallen, die man nach unmittelbarer Infektion der Blätter erhält, parenchymatischen Bau aufweisen (Fig. 90).

Wenn die von *Smith* vorgetragene Auffassung zutreffend ist, liegen mit den Gallen, die Bacillus tumefaciens an Chrysanthemum frutescens und anderen Wirten erzeugt, tatsächlich Gebiete vor, die wegen ihres „infiltrierenden" Wachstums mit den Carcinomen des Tierkörpers verglichen werden könnten.

Vorläufig kann ich aber einen überzeugenden Nachweis dieser Übereinstimmung nicht erbracht ersehen; denn so weit ich sehe, ist es noch nicht völlig einwandfrei dargetan, daß wirklich das pathologische Gewebe sich vorwärts schiebe; man könnte auch annehmen, daß die pathogenen Mikroben vorwärts wandern und auf ihrem Wege die betroffenen Zellen zu Gallengewebe werden ließen.

Daß die sekundären Gallen in Blättern Stammstruktur haben, beweist ebenfalls nicht das Geringste für die Herkunft und Achsennatur ihres

[1]) Eingehendere Behandlung dieser Fragen habe ich a. a. O. 1911, S. 305 u. ff. gegeben.

[2]) S. o. S. 120, Anm. 1

Gewebes. Die Pflanzengewebe haben keine Spezifität in dem Sinne, daß Achsengewebe die Tendenz verraten müßte, immer wieder Achsenstruktur an sich kenntlich werden zu lassen. Wenn an *Smiths* Material die sekundären Gallen an Blättern andere Struktur aufweisen als die primären, so liegt der Grund hierfür vielleicht darin, daß in beiden Fällen verschiedenes Gewebematerial beteiligt ist: bei der Erzeugung der primären Gallen ist vorzugsweise das Parenchym des Grundgewebes tätig, während die sekundären, so weit ich aus *Smiths* Schilderung ersehe, aus Leitbündelgewebe

Fig. 90.



„Crown gall" an einem Blattstiele von Chrysanthemum; der „sekundäre" Tumor *(x)* hat Stammstruktur. (Nach *Smith.*)

hervorgehen, und die Leitbündel es sind, welche durch abnormes Dickenwachstum zu einem steleartigen Gebilde heranwachsen.

Auf alle Fälle sind die von *Smith* mitgeteilten Beobachtungen schon deswegen von größtem Interesse, weil sie — gleichviel ob die Auffassung des Autors zutreffend ist oder nicht — mit einem neuen Typus der Pflanzengallen bekannt machen.

Smiths Vermutung, derselbe Bacillus tumefaciens, der die Kronenzellen der Pflanzen erzeugt, könne auch der längst gesuchte Carcinomerzeuger sein, hat nicht das Geringste für sich.

Wenn einerseits unzweifelhafte Beziehungen zwischen den Carcinomen und den Pflanzengallen bisher nicht zu erweisen gewesen sind, so finden wir andrerseits unter denjenigen Neubildungen am Tierkörper, deren parasitärer Ursprung klar ist, eine stattliche Reihe von solchen, die mit den Gallen der Pflanzen in den wesentlichen Punkten (vgl. die oben S. 116 gegebene Definition) übereinstimmen. *Giard* hat für die von Parasiten erzeugten gallenartigen Neoplasmen der Tiere den Terminus Thylacien (θυλάκιον = Beutel) eingeführt.[1] Übrigens bleiben die bisher bekannten Thylacien nicht nur an Zahl weit hinter den bekannten Formen der Pflanzengallen zurück, sondern auch hinsichtlich ihrer äußeren Ausgestaltung und inneren Struktur. Die Thylacien sind durchweg einfache Gebilde, die niemals so weitgehende Gliederung oder Gewebedifferenzierung erkennen lassen, wie sie für sehr zahlreiche Pflanzengallen charakteristisch ist.

[1] *A. Giard*, Sur une galle produite chez la Typhlocyba rosae L. par une larve d'Hyménoptère. Compt. rend. Acad. Sc. Paris 1889, T. CIX, p. 79.

Fortpflanzungsverhältnisse: Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten.

Von Dr. **C. Wesenberg-Lund,** Hilleröd (Dänemark).

I. Einleitung.

Als die süßwasserbiologischen Untersuchungen zirka 1890 sich eines größeren Aufschwunges erfreuen konnten, waren es ganz besonders die pelagische Region der größeren Seen und ihre Lebewelt, die genau studiert wurden. Auf diesem Gebiete waren die Untersuchungen am erfolgreichsten.

In der letzten Zeit hat man sich auch mit der Tiefsee beschäftigt. Durch *Zschokkes* großes Werk „Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas 1911" ist eine Basis für künftige Forschungen geschaffen worden. Merkwürdig wenig haben die süßwasserbiologischen Studien sich mit der Litoralregion beschäftigt. Erst in den letzten Jahren ist, besonders was die Insekten anbelangt, eine Änderung hierin eingetreten. Man kann sich auch schwerlich ein besseres Material für biologische und physiologische Studien denken, als die Süßwasserinsekten. Ganz besonders diejenigen Forscher, welche in süßwasserbiologischen Laboratorien arbeiten können, haben in diesen Tieren ein vorzügliches Material, mittelst welchem sie sich in die verschiedensten naturwissenschaftlichen Fragen vertiefen können. Die Systematiker haben uns den Weg vorbereitet. Die Bestimmung der meisten Tiere bietet nicht mehr unüberwindliche Schwierigkeiten dar. Die meisten Insekten lassen sich leicht in Aquarien halten, und viele sind so groß, daß es möglich ist, sie auch in der Natur genau zu studieren. Die neuen *Zeiss*-Anastigmata mit Vergrößerung × 8 oder × 10 sind für diese Untersuchungen von der größten Bedeutung.

Die allgemeinen Resultate der süßwasserbiologischen Forschungen, ganz besonders die der Planktonstudien, werden unzweifelhaft einen befruchtenden Einfluß auf die Süßwasserentomologie ausüben. Zu lange und zu intensiv ist diese ausschließlich in den Händen der Systematiker gewesen. Andrerseits werden die erstgenannten Forschungen viele Impulse zur Vertiefung schon angeschnittener Fragestellungen von seiten der Süßwasserentomologie erhalten. Ich vermute, daß es schwierig sein wird, die-

jenigen, welche sonst die Ergebnisse der Süßwasserbiologie mit Interesse verfolgen, für diese entomologischen Studien zu interessieren, weil man mit dem Begriff Süßwasserbiologie doch hauptsächlich die Vorstellung von Studien über die pelagische Region verbindet. Es wird einige Zeit vergehen, ehe man allgemein verstehen wird, daß diese Studien sich auch mit ganz anderen Tieren und Pflanzen als die der pelagischen Region beschäftigen können.

Eine Abänderung einer Entwicklungsrichtung in einer Wissenschaft erfordert — glücklicherweise — immer ihre Zeit. Ganz unzweifelhaft wird aber eine Zeit kommen, in der die süßwasserbiologischen Laboratorien ebenso eifrig mit Insekten arbeiten werden, wie sie früher mit Plankton arbeiteten. Gar zu lange haben sie sich mit letzterem ausschließlich beschäftigt. Um ihre Existenzberechtigung bewahren zu können, müssen sie neue Forschungsgebiete erschließen.

So schön die Planktonorganismen auch sind, in so große Probleme sie auch einführen können, so darf doch nie vergessen werden, daß das Plankton als Untersuchungsobjekt an dem großen Fehler leidet, daß es beinahe nie in der Natur für exakte Einzelbeobachtungen direkt zugänglich ist. Die Exkursionen werden nur dazu ausgeführt, um das Material zu verschaffen. Die eigentliche Arbeit beginnt erst im Laboratorium. Wer Interesse für das Leben und Treiben der Tiere draußen in der Natur selbst hat, fühlt diesen Mangel bei dem Studium des Planktons als etwas Drückendes und sucht andere Tiergenossenschaften auf, bei denen die Lebenserscheinungen der einzelnen Mitglieder an Ort und Stelle genau studiert werden können. Von diesen Betrachtungen ausgehend, wird es verständlich, daß eben mehrere der Forscher, die am längsten und tiefsten sich früher mit Süßwasserplankton beschäftigten, sich nun der Litoralregion zuwenden und ganz besonders die Insekten studieren.

Als Herr Prof. *Abderhalden* mir den ehrenvollen Vorschlag machte, einige Abschnitte meines Forschungsgebietes für die „Fortschritte der Naturwissenschaften“ zu bearbeiten, entsprach ich diesem gerne, weil sich hier eine Gelegenheit bot, dieser neuen Richtung in der Süßwasserbiologie den Weg zu bahnen. Ich würde gern eine Übersicht über das, was wir im ganzen über die Biologie der Süßwasserinsekten wissen, liefern; es wäre dies jedoch eine äußerst große und schwierige Aufgabe. Auch wird eben jetzt über mehrere Insektenabteilungen und Probleme sehr intensiv gearbeitet. Die Ergebnisse dieser Forschungen eignen sich zum Teil vorläufig noch nicht für einen allgemeinen Sammelbericht. Andrerseits haben die letzten Jahre auf verschiedenen Gebieten ziemlich umfassende Studien gebracht, und hier ist ein zusammenhängender Bericht leichter abzufassen.

Es gilt dies besonders für das große Gebiet: Fortpflanzungsverhältnisse: Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten, ferner: Gehäusebau und Wohnungen der Süßwasserinsekten. Über diese beiden Gebiete möchte ich den Lesern der „Fortschritte“ berichten.

Die Quellen, aus denen diese Darstellungen geschöpft sind, sind die folgenden:

Erstens die außerordentlich große entomologische Spezialliteratur, die bisher in zahllosen Zeitschriften oft in ganz kleinen Notizen zerstreut gewesen ist. Die außerordentlich zeitraubende Arbeit, diese Literatur zu sammeln und in übersichtliche Form zu bringen, war die Grundlage für ein Anwachsen des Interesses der Süßwasserbiologen für diese Tiere. Hier, wie so oft, zeigte es sich, daß es, wenn es sich um die Biologie der Tiere handelt, gar nicht immer die Herren Gelehrten, sondern sehr oft die Laien es sind, die die meisten Steine zu dem Gebäude der biologischen Forschung zusammentragen.

Ferner war die medizinische Literatur zu berücksichtigen, die wegen der Bedeutung der Mücken als Krankheitsüberträger in den letzten Jahren eine große Anzahl von Arbeiten über Insekten brachte.

Endlich kam die große Literatur über Abwässerbiologie in Betracht, die besonders in Deutschland eine kolossale Ausdehnung erhalten hat.

Schließlich war als wichtige Quelle auf die Studien über die Süßwasserinsekten der biologischen Stationen zurückzugreifen. Unter diesen nehmen diejenigen des süßwasserbiologischen Laboratoriums Dänemarks deshalb einen großen Platz in dieser Übersicht ein, weil in diesem Institute die Studien über die Biologie der Insekten nicht als Nebensache, sondern zielbewußt getrieben worden sind. Dazu kommt, daß sie von einem mit vielen Aquarien ausgerüsteten Laboratorium in der Weise ausgeführt werden konnten, daß die Organismen sowohl an Ort und Stelle alle 14 Tage jahraus jahrein beobachtet und auch in Aquarien studiert werden konnten. Endlich war der Beobachter imstande, seine ganze Zeit unbeschränkt diesen Studien zu widmen.

Es ist daher einleuchtend, daß das Gesamtbild der Biologie der hier studierten Organismen viel detaillierter ausgeführt werden konnte als anderswo. Wer so glücklich ist, in dieser Weise arbeiten zu können, stößt wiederholt auf ein eigentümliches Phänomen: Wir kennen immer die Phasen im Leben und Treiben der Tiere am besten, die mit den Universitätsferien zusammenfallen. Dies hängt damit zusammen, daß die Universitäten zwar die Anzahl derjenigen Leute, die lehren sollen, vermehren, jedoch nicht gleichzeitig auch die Anzahl jener Leute vermehren, die das Material herbeischaffen sollen, worüber gelehrt werden soll. Eine große Bedeutung kommt ferner dem folgenden Umstande zu. Die Natur rings um die großen Universitätsstädte ist oft in einer Weise zerstört, daß es unmöglich ist, schnell Lokalitäten zu erreichen, wo die Tiere noch natürliche Existenzbedingungen haben. Auch stellt das Leben in einer Großstadt so viele verschiedenartige Anforderungen allerlei Art, die sich nicht mit Exkursionen ins Freie vereinigen lassen.

Endlich stützen sich die folgenden Darstellungen auf zahlreiche, unpublizierte, von mir gemachte Beobachtungen allerlei Art. Man wird solche zerstreut in der ganzen Arbeit finden. Den Abschnitt über Dytisciden

und Odonaten stellen Auszüge aus größeren Arbeiten dar, wovon die erste gleichzeitig erscheint, die andere im Jahre 1913. Was ich über Hydrophiliden, Chironomiden geschrieben habe, ist nicht früher publiziert. Auch in dem Kapitel über Hemipteren und anderswo wird man viele neuere Beobachtungen finden.

Im Jahre 1895 erschien *Mialls* vorzügliches Handbuch „Natural history of aquatic insects". Wenn die Literatur, die von den großen Biologen des 18. Jahrhunderts: *Lyonet, Réaumur, de Geer* u. a. stammt, in dieser Arbeit nur wenig berücksichtigt worden ist, so ist das nur der Fall, weil *Miall* in seinem Handbuch die Forschungsresultate dieser Forscher genau erwähnt und große Teile ihrer Arbeiten übersetzt hat. Was die ältere Literatur anbelangt, so verweise ich also auf *Mialls* Buch.

Den vielen, die mir durch Zusendung von Literatur oder in anderer Weise geholfen haben, spreche ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus. Die mit einem * bezeichneten Arbeiten habe ich nicht gesehen.

2. Plecoptera.

Die Familie der *Plecopteren* repräsentiert eine sehr alte, ursprüngliche Insektenabteilung, deren Biologie bisher nur sehr wenig erforscht ist. Ihre Heimat sind hauptsächlich fließendes Gewässer, teils größere Ströme, teils Gebirgsbäche. Einige finden sich an den Ufern größerer Seen, aber nur wenige in Teichen und Mooren. Über ihre Lebensweise weiß man nicht viel. Die Handbücher holen beinahe allen ihren Stoff aus *Pictets* Monographie. Erst in den letzten Jahren sind einige eingehendere Arbeiten über diese Lebewesen erschienen.

Die kräftigen Larven führen als Ufertiere eine räuberische Lebensweise. Ihre Hauptnahrung besteht wahrscheinlich aus Ephemeridenlarven. Die Nymphe ist ruhiger. Es wird angegeben, daß sie nur wenig Nahrung zu sich nimmt. Die Dauer der Nymphenperiode ist nur ungenügend bekannt, 5 Wochen werden für die größeren Arten angegeben. Dann kriechen die Tiere aus dem Wasser und befestigen sich auf Steinen und Baumrinden usw. Nach den Angaben von *Neeracher* verlassen die Perlidennymphen den Strom hauptsächlich während der Nacht und können dann oft recht beträchtliche Wege (Länge bis zu 25 *m*, Höhe bis 10 *m*), ehe sie eine passende Lokalität finden, kriechend zurücklegen. Der Chitinpanzer zerreißt auf dem Rücken und in wenigen Minuten ist oft das erst weiße, vollentwickelte Insekt ausgekrochen.

Unter ungünstigen Verhältnissen, besonders in brausenden Gebirgsbächen, wissen die Tiere sich auf eine eigentümliche Art von der Nymphenhülle zu befreien. Sie werfen die chitinige Auskleidung des Vorderdarmes aus. Die des Kaumagens trocknet dann an den Steinen an und dient als Anker; die des Speiserohrs als Tau. Gleichzeitig werden auch die Beine gebraucht (*Kathariner*, 1901, *Schoenemund*, 1911, S. 10).

In Europa, besonders in dem nördlichen Teil in Zwischeneuropa, gehören die Perliden zu den Insekten, die vor allen anderen zuerst im Jahre

erscheinen. Mehrere haben ihre Flugzeit schon im März und April, wenn Schnee und Eis noch nicht ganz verschwunden sind.

Von Amerika wird berichtet, daß die Nymphen von *Capnia vernalis* „come up frequently when the thermometer stands at freezing“.

Die Flugzeit der Arten ist sehr verschieden, von 3—25 Wochen. Die Lebenszeit der einzelnen Individuen soll sich nicht über 14 Tage und oft nur über wenige Tage erstrecken. In dieser Zeit nehmen die Tiere keine oder höchstens flüssige Nahrung zu sich. Die Mundteile sind stark reduziert. Vollständig verschwunden oder bis auf einen funktionslosen Rest sind im allgemeinen die eigentlichen Kauorgane: Mandibeln und Maxillen. Teilweise reduziert sind die Organe, welche die Mundöffnung schützen (Labrum und Labium) und nur die Teile der Mundorgane, die als Tast- und Fühlorgane dienen (Maxillar- und Labialpalpen), sind wohlentwickelt (*Neeracher*, 1910, S. 586).

Gleichzeitig verschwindet die starke Chitinauskleidung, die den Kropf der Larven bekleidet und als Zerkleinerungsapparat des Futters dient. Mehrere Beobachter behaupten, daß die Perliden, wenn man sie greifen will, eine Flüssigkeit abgeben, die nahe an der Basis der Beine hervorquillt. Sie stammt vielleicht von den sogenannten „sternal“ oder „furcal orifices“, welche *Newport* (1851) besonders bei *Pteronarcys* näher studiert hat. Eine besondere Eigentümlichkeit des Baues der Imagines ist die, daß die Kiemen bei denjenigen Arten, bei denen sie sich bei den Larven finden, noch bei den Imagines persistieren. Man hat früher gemeint, daß diese Kiemen noch bei den Imagines funktionsfähig seien (*Newport*, 1851, S. 433). Nun wird im allgemeinen behauptet, daß sie, weil sie bei den Imagines eingeschrumpft aussehen, nur als rudimentäre von den Nymphen zu den Imagines übertragene Organe anzusehen sind.

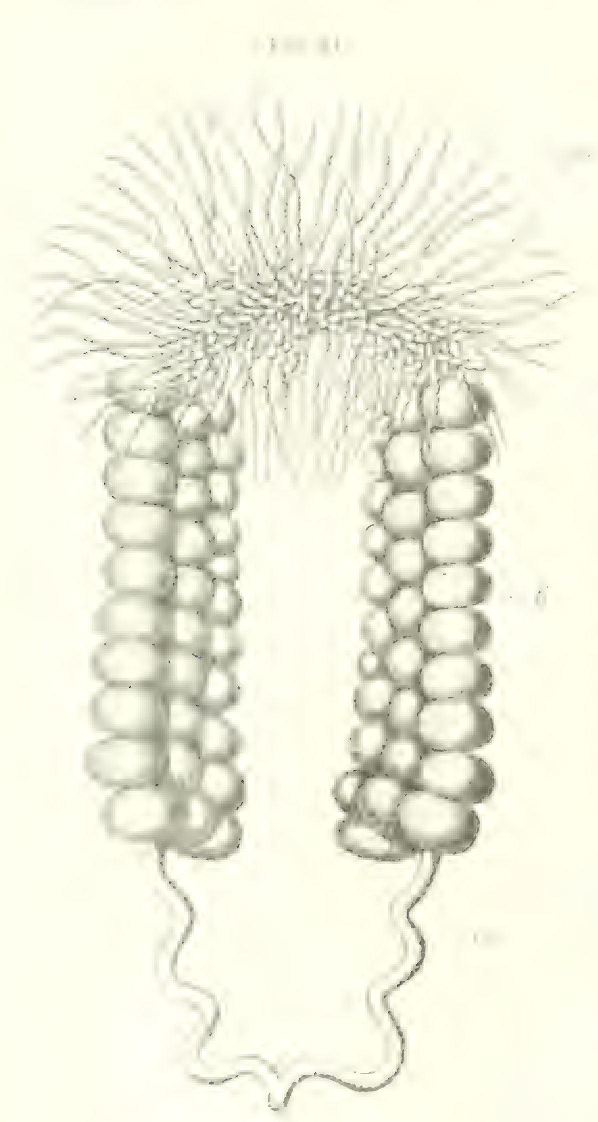
Bei den Männchen findet man bei mehreren Arten einen eigentümlichen Dimorphismus, indem man hier, wie auch bei verschiedenen Hydrometriden, sowohl kurzflüglige, wie auch langflüglige Individuen findet. (*Ris* 1903 u. a.)

Wie anderswo scheint es, als ob in einigen Gegenden die kurzflügligen, in anderen die langflügligen Individuen dominieren. Andrerseits hat man auch beide Arten Seite an Seite gefunden. Von mehreren Arten kennt man nur mikroptere Formen.

Schon 1878 hat *A. Brand* auf eine hermaphroditische Perlidenlarve aufmerksam gemacht. 1911 zeigte *Schoenemund* (1912, S. 44), daß eine hermaphroditische Sexualanlage bei *Perla marginata* vorhanden ist. Beiderlei Geschlechtsdrüsen sitzen nebeneinander auf einem und demselben röhrenförmigen Gange (Fig. 91). Die Hoden liegen zu beiden Seiten dorsal von dem Darm. Wo sie aufhören, setzen sich sogleich die weiblichen Keimdrüsen an; doch sind die Ovarialröhren allerdings bei den männlichen Nymphen nicht so kräftig entwickelt wie bei den weiblichen. Die Ausbildung der Keimdrüsen ist nur ungefähr bis in das Nymphenstadium eine gleich starke. Sobald aber die Hodenfollikel Spermien zu bilden beginnen, bleiben die Eierröhren

in ihrer weiteren Entwicklung stehen. Da sich weder eine Chorionschicht noch eine Mikropyle gebildet hatte, hat *Schoenemund* beim Ausschlüpfen der Nymphe niemals eine völlige Reife konstatieren können. Diese eigentümlichen Verhältnisse sind bisher nicht bei anderen Arten beobachtet worden.

Schnell nach der letzten Häutung findet die Paarung statt. Die großen Perliden des Rheins halten sich am Morgen in der Nähe der abgestoßenen



Die gesamten inneren männlichen Genitalien von *Perla marginata* aus dem Larvenstadium. Vergr. ca. $^{12}/_{1}$. *Ov* = Ovarium; *H* = Hoden; *Vd* = Vas deferens. Nach *Schoenemund*.



Perla bicaudata L. mit Eiballen, von der Seite gesehen. Vergr. $^{1}/_{1}$. Nach *Lampert*.

Nymphenhüllen auf, und hier folgt auch oft die Kopulation. *Riesen* (1909, S. 37) gibt an, daß das Männchen neben dem Weibchen bald rechts, bald links sitzt *(Neeracher)*. Viele Arten halten sich besonders in der warmen Jahreszeit am Tage versteckt und kommen erst gegen Abend hervor. Im ganzen sind die meisten flinke und behende Läufer, aber ziemlich schlechte Flieger. Paarungstänze und Schwarmbildung, wie bei den Ephemeriden, werden nur für wenige Arten angegeben (*Neeracher* für *Isopteryx tripunctata*). Paarung findet, so viel man vorläufig weiß, nie fliegend in der Luft, sondern auf der Erde statt. *Pictet* (1834, S. 24) gibt an, daß das Männchen den Rücken des Weibchens besteigt. *Gerstäcker* meint, daß die Paarung nicht überall in derselben Weise stattfinden kann (1874, S. 249). Nach der Befruchtung legt das Weibchen seine Eier ab. Diese werden nach *Schoenemund* (1912, S. 11), der die größeren Perliden untersucht hat, aus dem Oviduct entleert, bleiben aber noch durch eine klebrige Flüssigkeit an der Unterseite des Abdomens, bis sie sich zu einem kleinen Eierpaketchen angehäuft haben, haften (Fig. 92). Die Paketchen lösen sich auf und die einzelnen Eier werden von dem fließenden Wasser fortgerissen und haften schließlich mittelst ihres firnisartigen Überzuges leicht an Steinen, ganz besonders an glatten Kieseln. Die Eier werden für gewöhnlich in 2—3 Paketchen abgeworfen.

Neeracher (1910, S. 548) berichtet folgendes über die Juraform von *Perla cephalotes*. Die Weibchen flattern dem Wasser zu, setzen sich langsam auf die Oberfläche nieder und lassen die schwärzlichen Eiballen fallen. Das achte Bauchsegment ist oft ein wenig ausgehöhlt, um die großen Eiermassen empfangen zu können.

Mac Lachlan (1864, S. 216) hat angegeben, daß das Genus *Leuctra* ihre Eier in Form eines Stranges von mehreren hundert Eiern „extended from the upward curved last segment to near the base of the posterior wings along all the dorsal surface of the abdomen“ auf dem Rücken trug.

3. Ephemeridae.

Die vielen eigentümlichen Strukturverhältnisse und Lebensfunktionen der Ephemeriden lassen sich am besten verstehen, wenn man sich erinnert, daß sie als Geschlechtstiere nur 2—3 Tage und mehrere nur ganz wenige Stunden leben. Die meisten Weibchen sterben unmittelbar nach der der nur einmal stattfindenden Paarung folgenden Eiablage, während die Männchen, die sich mehrere Male paaren können, auch in der Regel nicht den nächsten Tag überleben.

Während man sich beinahe das ganze Jahr hindurch die Larven einer Lokalität leicht verschaffen kann, können die Imagines oft nur in 1—3 Tagen des Jahres beobachtet werden. Erinnert man sich ferner, daß die Hauptfunktion des Ephemeridenkörpers, nämlich Paarung und Eiablage, besonders in den Abendstunden, also bei schwachem Licht, stattfindet, so ist es begreiflich, daß man nur wenig über das Geschlechtsleben weiß, und daß man mehrere Strukturverhältnisse, die damit zusammenhängen, lange ganz mißverstanden hat.

Es ist für viele Arten, z. B. die der Seen, Teiche und langsam rinnenden Flüsse, eine Regel, daß die Nymphen jahraus jahrein an einer bestimmten Lokalität beinahe an ganz denselben Tagen von dem Luftgehalt in ihrem Körper aufwärts getrieben werden, einige Momente auf der Oberfläche liegen, um dann als geflügelte Insekten abzufliegen. Bei einigen Tieren geht die Verwandlung in 1—2 Sekunden, bei anderen in ein paar Minuten vor sich. Diese auftauchenden Nymphen weichen von den meisten anderen unentwickelten Insektenstadien darin ab, daß nicht allein die Generationsorgane, sondern auch die Geschlechtsprodukte vollständig entwickelt sind. Die Abdomina der weiblichen Körper strotzen von zahlreichen fertig entwickelten Eiern. Dieses eigentümliche Verhältnis war schon *Al. Brand* und *Palmén* wohl bekannt; später hat man sie vermutlich vergessen. Es hängt dies sicherlich mit dem kurzen Imagoleben, in welchem keine Nahrungsaufnahme stattfindet, nahe zusammen.

Die Kiemenblätter, die in früheren Häutungen mit der übrigen Haut gewechselt werden, bleiben, wenn die Tiere die Nymphenhaut verlassen, auf ihm festsitzen. Von den oft drei Schwanzborsten wird wenigstens bei Siphlurus (*Drenkelfort,* 1910, S. 538) die mittlere abgeschnürt und abgeworfen. Die

Borsten sollen bei dem Auskriechen des Tieres aus der Nymphenhaut eine Rolle spielen. Einige Nymphen entwickeln sich nicht auf dem Wasser, sie kriechen vielmehr auf das Land und verankern sich an Steinen, Zweigen etc. Es ist beobachtet worden (*Morgan*, 1911, S. 107), daß solche Nymphen, ehe sie sich verwandelten, „apparently swallowed large gulps of air". Vor der Verwandlung wird immer der Verdauungskanal entleert.

In südlicheren Gegenden verlassen besonders in späten Nachmittagsstunden die Tiere das Wasser in ungeheuren Mengen und ziehen wie Wolken über die Flüsse. Am nächsten Tage, wenn die Paarung beendet ist, können die Leichen dezimeterdick über der Gegend gestreut liegen (*Cornelius* u. a.). In solchen kolossalen Mengen treten die Tiere allerdings in Dänemark nicht auf. Oft habe ich in Dämmerungsstunden, wenn die Tiere (*Ephemera vulgata*) ausschlüpfen, in meinem Boot auf dem Wasser gelegen und auf einmal mehr als 10—15 Individuen aufsteigen gesehen. Nur in bescheidenen Schwärmen umsäumen sie in den Abendstunden unsere Seen; doch habe auch ich im Monat Juni ein ca. $1/3$ *m* breites Band von Nymphenhäuten von *Ephemera danica* auf dem Wasser gefunden.

Einer der merkwürdigsten Züge in der Lebensgeschichte der Ephemeriden ist, daß diese Tiere, wenn sie die Nymphenhaut verlassen, als geflügelte Tiere noch eine Häutung durchmachen müssen. Sie befinden sich in dem sogenannten Subimagostadium, wozu man nur schwerlich eine Parallele bei den übrigen Insekten findet. In diesem Stadium fliegen sie an die Ufer, wo sie sich häufig in vertikaler Stellung auf Gräser, Sträucher etc. aufhängen, sich nochmals häuten und erst dann die Paarung und Eiablage beginnen. Das Subimagostadium kann ca. 2—3 Tage, bei anderen (*Palingenia* nach *Cornelius*) (1848, S. 22) nur 5 Minuten dauern. Es scheint, daß es Arten gibt, die auf diesem Stadium stehen bleiben.

Für *Palingenia* wird bestimmt angegeben, daß nur die Männchen sich als geflügelte Insekten wieder häuten und daß die Paarung hier zwischen imago ♂ und subimago ♀ stattfindet. Die Männchen, die über das Wasser schwärmen, greifen die Weibchen in dem Momente, wenn sie aus dem Wasser auftauchen. Für andere Arten wird angegeben, daß nicht die ganze Haut abgestrichen wird (*Oligoneuria* nach *Mac Lachlan*, 1880, S. 163). Mehrere Beobachter behaupten, daß es Arten gibt, die die Subimaginalhaut fliegend wechseln. Sie haben gesehen, daß sie erst an den Schwanzfäden hängen bleibt und erst später abfällt. Diese Tiere (*Oligoneuria*) steigen mit den Wellen auf, führen ein nur zirka vierstündiges Luftleben über den Gewässern und stürzen dann wieder in die Wellen (*Neeracher*, 1910, S. 549). *Miall* will gesehen haben, daß Subimagines „emerge from the larval skin under water" (1895, S. 319).

Die meisten Arten erlangen doch als Imagines sicherlich die Ufer und häuten sich hier. Oft ist dann nach einer schönen Nacht die Ufervegetation von Tausenden und Abertausenden von silbernen, zusammengeschrumpften Häuten bedeckt. Die Subimago läßt sich von dem Imago am besten durch die kürzeren Vorderbeine unterscheiden. Übrigens ist die

Farbe, besonders die der Flügel, mehr trübe, und die Haarbekleidung reichlicher. Schon in dem Subimagostadium sind die Mundteile beinahe ganz verkümmert und von einer Nahrungsaufnahme ist kaum die Rede. Im ganzen ist dieses Stadium eine merkwürdige, wenig zu verstehende Erscheinung.

Sie läßt sich vielleicht am besten einreihen zwischen die zahlreichen, höchst eigentümlichen, von einander sehr abweichenden Phänomene, die in dem Leben der Insekten, wenn sie von kiemenatmenden Wassertieren in luftatmenden Landtieren übergehen, auftreten.

In dem Imagostadium führen die Männchen in den Dämmerungsstunden die wohlbekannten Hochzeitstänze auf. Eben deshalb scheint es, als ob mehrere ihrer Organe wunderbare Umbildungen erfahren haben. Lange glaubte man, daß auch der Darmkanal mit der Reduktion der Mundteile zurückgebildet sei.

Durch *Fritzes* (1888, S. 59) und *Sternfelds* Untersuchungen (1907, S. 415) wissen wir nun, daß dies nicht der Fall ist. Ein merkwürdiger Funktionswechsel hat stattgefunden. Der Darmkanal ist nicht mehr ein Verdauungsapparat, er ist vielmehr zu einem aerostatischen Organ umgebildet worden. Betrachtet man ein Männchen, so sieht man, daß die ersten Abdominalsegmente immer halbdurchsichtig durchschimmern. Das ist der luftgefüllte Mitteldarm, der durch starke Ringmuskeln vorn und hinten abgeschnürt ist. Durch den Mund schluckt das Tier die Luft ein, speichert sie in dem Mitteldarm auf und gibt sie wieder durch den Anus ab. Durch die abgesperrte Luftmasse wird während des Steigens die Tätigkeit der Flügel unterstützt. Legt man ein lebendes Ephemeridenmännchen auf den Tisch und beobachtet mit einer Lupe, so sieht man durch die Abdominalwände deutliche von vorne nach hinten laufende regelmäßige, wellenförmige Bewegungen, die nichts anderes sind als Peristaltik des Mitteldarmes. Der Schnelligkeit der Fallbewegung wird durch die langen, befiederten Schwanzfäden, die während des Untersinkens gespreizt und starr gehalten werden, stark entgegengewirkt. Dort, wo die zwei großen Haupttracheen in der Mitte des Kopfes einander berühren, liegt ein rundes, mit konzentrischen Ringen ausgestattetes Organ, das sogenannte *Palmén*sche Organ, das von *Gross* (1903, S. 91) als statisches Organ (?) aufgefaßt worden ist. Die großen Seitenaugen der Männchen gehören zu den schönsten und merkwürdigsten Insektenaugen, die man überhaupt kennt. Sie sind sehr oft in ein größeres, häufig turbanähnliches Hauptauge und ein kleineres Seitenauge geteilt; hierauf können wir nicht näher eingehen.

Die Weibchen sind im ganzen größer und kräftiger als die Männchen. Besonders sind die Flügel größer. Sie sind es auch, die das schwächere Männchen während des Fluges tragen sollen.

Die Paarung findet beinahe immer in der Luft statt. Sie dauert nur einige Sekunden. Für einige Arten ist angegeben worden, daß das Weibchen nur einmal gepaart wird. Unmittelbar nachher sucht es das Wasser auf, um seine Eier zu legen.

Die Männchen setzen aber nach beendeter Paarung wieder die Hochzeitsflüge fort. Nur für eine Art, die ganz kurze Vorderbeine hat *(Palingenia)*, wird von *Cornelius* (1848, S. 32) angegeben, daß die Paarung auf dem Wasser stattfindet.

Sitzt man an einem Sommerabend an dem Ufer eines unserer größeren Seen und beobachtet die auf- und abwärts tanzenden Schwärme von *Ephemera vulgata*, die wie eine Ringmauer die Ufer umgeben, so sieht man dann und wann, wie draußen vom See her die größeren, trüberen Weibchen in ihrem Subimagostadium in schrägen Fluglinien die Ringmauer zu durchbrechen versuchen. Meist gelingt es nicht, und die Paarung findet dann in dem Subimagostadium des Weibchens statt.

Über den großen Wiesen nahe am Esromsee in Nordseeland stehen im Mai und Juni die männlichen Schwärme von dem wunderschönen *Siphlurus aestivalis*. Von Sträuchern und Gräsern hebt sich bald hier, bald da ein einzelnes Weibchen, fliegt in die Schwärme hinein und wird augenblicklich von einem Männchen ergriffen. Das Männchen hängt sich unter dem Weibchen auf, die Flügel sind zusammengelegt. Das Männchen schlägt die immer viel längeren Vorderbeine umarmend um den Thorax des Weibchens. Mit den starken Haltezangen der letzten Abdominalsegmente werden die Spitzen der zwei Abdomina gegen einander fixiert und die eigentliche Paarung findet statt. Während dieser sinken die Tiere immer langsam abwärts und erreichen oft den Boden.

Die Eiablage ist bei weitem nicht genügend studiert. In älteren Zeiten wurde angegeben, daß der Hinterleib bei der Eiablage platze (*Burmeister*, 1848). Dies ist jedoch nicht richtig. Besonders *Palmén* hat deutlich gezeigt, daß die Eier aus den zwei Ovidueten hervorquellen.

Fig. 93.



Heptagenia sp. mit Eierpaket. Vergr. $^{3}/_{1}$. Nach *Lampert*.

Die typische, am meisten und auch von mir beobachtete Form für Eiablage ist sicherlich die, daß das Weibchen fliegend seine Eier, indem es die Spitze des Abdomens in das Wasser steckt, vereinzelt abgibt. Nicht selten sieht man die Weibchen mit großen, kugelförmigen Eiermassen umherfliegen (Fig. 93). Solche findet man auch oft in dem Netze, womit man die Weibchen fängt. Die Netze der Kreuzspinnen sind in den Morgenstunden häufig mit Hunderten von Subimagines bedeckt. Im Laufe der Nacht haben sie sterbend ihre Eiermassen abgegeben, und diese hängen dann den nächsten Morgen massenhaft in den Netzen.

Mehrere, besonders ältere Verfasser behaupten, daß die Eier in solchen Klumpen abgegeben und auf die Wasseroberfläche abgelegt werden. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß dieser Modus am häufigsten vorkommt, wenn die Tiere z. B. wegen Gefangenschaft verhindert worden sind, die Eier abzuwerfen. Für *Ephemerella ignita* gibt *Halford* (1887, S. 235) an,

daß die Weibchen die kugelförmigen Eierhaufen in der Weise tragen „that they are kept steady by means of their setae, which are turned downward underneath the ball. She flies about with the eggs in this position. while the mucous surrounding them is hardening, dipping momentarely from time to time in her flight and alighting now and then upon the water. untill the ball becomes attached".

Palmén (1884, S. 61) und auch später *Drenkelfort* (1910, S. 596) meinen, daß die Luftmasse in dem Darm dazu dient, den Inhalt der Geschlechtsorgane energisch nach außen zu befördern. Aus den Oviducten drängt sich nach der Eiablage oft eine luftgefüllte Blase heraus. Das sind die von der Darmwand ausgetriebenen umgestülpten Tuben, die später wieder eingezogen werden. Eben diese waren es, die Veranlassung zu der Vermutung gaben, daß der Hinterleib beim Eierlegen platze.

Die Gattung *Baëtis* und vielleicht auch andere *(Cloëon)* legen ihre Eier auf ganz anderer Weise ab. Die Tiere kriechen unter das Wasser. Die Eier werden auf Steinen. Blättern. Zweigen und Moospolstern abgesetzt. Der Boden mehrerer nordseeländischer Bäche wird im April und Mai. besonders wo das Wasser schäumend läuft. buchstäblich mit quadratzentimetergroßen. einander berührenden. flachen Eierkuchen bedeckt. Oft sitzen die Kuchen übereinander, und wo sie auf *Fontinalis* und *Amblystegium* angebracht werden, entstehen Kuchen, die 5—6 *cm* lang, 4 *cm* breit und ca. $^1/_2$ *cm* dick werden. Solche sind natürlich das Werk zahlreicher Weibchen.

In anderen Bächen fand ich die Steine über der ganzen Oberfläche mit gelblichen. rhombenförmigen Eiermassen bedeckt. Später wurden die Eier in Aquarien ausgebrütet. Sie gaben zahllose Ephemeridenlarven. Endlich wurde im Mai 1912 beobachtet, wie die Imagines sich die „Leeseite" der Steine aufsuchten und mit zusammengeschlagenen Flügeln von einer Luftschicht umgeben unter die Oberfläche des Wassers krochen. In dem brausenden Strom war es unmöglich, etwas anderes zu sehen, als daß die Abdomina pendelnd bald links, bald rechts sich bewegten. Nach einiger Zeit kam dann das eine, dann das andere der Weibchen an die Oberfläche und setzte sich vollkommen trocken auf die Vegetation. Ähnliche Beobachtungen sind von *Eaton, Morgan* u. a. gemacht worden. *Slade* (1904. S. 15) gibt solche auch für *Ecdyurus sp.* an.

Grenacher (1868, S. 95) hat sehr schöne Eier mit Haftscheiben und Fäden abgebildet und vermutet, daß diese dazu gebraucht werden, die Eier zu verankern.

Palmén und *Heymons* (1896, S. 7) haben diese Ansicht bekräftigen können, und *Heymons* hat gezeigt, das exochorionale Bildungen sehr verbreitet sind. Die von mir untersuchten Eier hatten keine solchen Fäden. Neuerdings hat *Ulmer* (1913, S. 106) folgendes mitteilen können.

In Java hat Herr *Jacobsen* folgende Beobachtungen über Eiablage der Cäenisarten gemacht.

„Bei den reifen ♀♀ ist das Abdomen ganz mit Eiern gefüllt... Bei Berührung des Wassertropfens traten die Eier mit einem Ruck aus dem

Abdomen heraus und zerstreuten sich im Wassertropfen. Die Eier waren von etwas länglicher Form und an beiden Polen waren Ringe aufgelegt. Zu meinem größten Erstaunen lösten diese Ringe sich nach einigen Minuten von den Polen los und wickelten sich spiralig zu einem ungemein dünnen Faden von großer Länge ab... Die Fäden der einzelnen Eier verwickeln sich leicht miteinander und bilden dann ein unentwirrbares Ganzes... Die langen Fäden schlingen sich (wahrscheinlich) um Wasserpflanzen etc. und verhindern so das Wegschwemmen der Eier." Es scheint nach *Ulmer*, daß das Fadenbündel sich zunächst als ein einziger Strang abwickelt, um sich später in zahlreiche Einzelfäden abzulösen.

Zwischen den Ephemeriden gibt es wahrscheinlich mehrere, die ganz andere Fortpflanzungsverhältnisse besitzen als die, welche wir bisher geschildert haben.

Es war zum erstenmal *v. Siebold* (1837, S. 425), der mitteilen konnte, daß die Ephemeriden auch lebendig gebärend sein können. Im Jahre 1848 wurden die Verhältnisse von *Calori* (1877, S. 129) näher untersucht und die Art wurde als *Cloëon dipterum* bestimmt. Später haben *Causard* (1896, S. 705) u. a. dies bestätigen können. Im Jahre 1907 fand eine erneuerte, leider nicht abgeschlossene Untersuchung durch *Bernhard* (1907, S. 467) statt. Es geht aus diesen Studien hervor, daß die Weibchen nach der Paarung nicht augenblicklich mit der Eiablage beginnen. Sie leben noch 10—14 Tage ohne Nahrungsaufnahme. Dann fliegen sie zum Wasser und legen vollentwickelte Jungen ab.

Bernhard hat unter der binokulären Lupe direkt beobachten können, wie die Larven das Muttertier verlassen. Das Weibchen gibt eine hellbraune Masse, oft in zwei gesonderten Strängen ab. Ins Wasser gebracht lösen sie sich augenblicklich in einzelne Punkte auf. Vorzeitige Ablage der Eier oder Embryonen haben den Tod der Nachkommenschaft zur Folge. Ein Muttertier enthält 600—700 Larven. Hiervon ausgehend, meint *Bernhard* schließen zu können, daß die Viviparie von *Cloëon dipterum* ein normales Verhalten darbietet. Dies ist sicherlich auch richtig. Ein vorläufig als unbewiesenes Postulat anzusehender Satz von *Heymons* (1897, S. 206), daß *Cloëon dipterum* sich auch wenigstens bei Berlin durch abgelegte Eier fortpflanzt, und daß die Viviparie hauptsächlich in südlicher gelegenen Gegenden vorkommt, und vielleicht auch da auf bestimmte Jahreszeiten beschränkt ist, mag möglicherweise richtig sein, doch fehlen hierüber noch alle Untersuchungen. Aus Beobachtungen über Verschiedenheiten im Bau der inneren weiblichen Genitalien bei eierlegenden und viviparen Weibchen glaubt *Bernhard* schließen zu können, daß auch mehrere andere Arten und Genera der Ephemeriden vivipar sind.

4. Odonata.[1]

Die eigentümlichen Züge im Bau der Odonaten müssen von der Tatsache aus betrachtet werden, daß sie von allen Tieren der Jetztzeit als die

[1] Das Kapitel ist ein Resumee einer größeren Arbeit, die gleichzeitig in der Internationalen Revue, 1913, erscheint; hier findet sich auch eine vollständige Literaturliste.

vollentwickeltsten Insekten die ausgeprägtesten Lufttiere sind. Dies wird besonders deutlich, wenn man einen Blick auf ihre Lebensfunktionen wirft. Ihre Nahrung wird im Fluge nicht allein gegriffen, sondern auch zerkleinert, gekaut und verdaut. Die Paarung wird wenigstens im Fluge eingeleitet und bei vielen Arten auch beendet. Viele legen auch ihre Eier fliegend ab. Wer mit einem Zeiss-Anastigmat die *Libellula quadrimaculata* beobachtet, kann oft sehen, wie die Tiere fliegend ihre Beute greifen, sich dann paaren und dann Eier legen, alles, ohne daß sie sich auch nur einen Augenblick niederlassen. Soweit mir bekannt, kann kein einziges Tier der Jetztzeit etwas ähnliches aufweisen. Nur eine einzige Lebensfunktion, das Ausruhen, können sie im Fluge nicht ausführen. Ruhende Schwebestellungen, wie die der Planktontiere, haben sie nicht. Doch scheint es, als ob auch diese Lebensfunktion, trotzdem daß sie auf der Erde ausgeführt wird, doch von dem Leben in der Luft geprägt worden ist. Im Gegensatz zu den allermeisten Tieren suchen sie zum Ausruhen im allgemeinen nicht horizontale, sondern vertikale Flächen aus. Die Ruhestellung ist eine hängende, nicht eine sitzende. Dies hängt damit zusammen, daß die Beine so gestellt sind, daß sie nur als Anklammerungsorgane funktionieren können. Als beutefangende Organe sind sie nämlich dem Munde so nahe geführt und in der Weise in den Körper eingefügt, daß sie nicht mehr als Gangbeine funktionieren können. Viele Odonatengenera existieren als „sitzende“ Tiere nur in Insektenkästen, nicht aber oder nur ausnahmsweise in der Natur.

Die Organisation des Odonatenkörpers ist nun auch ganz für das Leben als Lufttiere par excellence eingerichtet. Dies gilt für die Struktur der Sinnesorgane, der Beine, der Flügel und für den Bau des Thorax und der Mundteile. Hierauf können wir hier nicht eingehen. Wir berühren diese Fragen nur, weil ich glaube, daß die merkwürdigsten Züge im Bau des Odonatenkörpers, die der Generationsorgane, ihr Platz und ihre Funktion auch nur in der Weise verstanden werden können, daß die alleinstehenden Modifikationen als Anpassungen an das Luftleben aufgefaßt werden müssen.

Es gibt bekanntlich mehrere Insektenabteilungen, bei denen eine größere oder kleinere Anzahl von Mitgliedern sich in der Luft paaren. Dies gilt z. B. von den *Ephemeriden*, *Phryganeen* und *Dipteren*. Bei allen diesen Tieren findet man, wie bekannt, immer eigentümliche Paarungsstellungen und nicht die bei den Insekten am meisten ausgebreiteten, nämlich: daß das Männchen auf dem Rücken des Weibchens sitzt. Dies hängt sicherlich damit zusammen, daß das oben befindliche Tier immer das untere tragen muß, und weil das Männchen bei den Insekten beinahe immer kleiner und leichter als das Weibchen ist, ist ihm dies nicht möglich.[1]) Oft trägt das größere und stärkere Weibchen das Männchen, das

[1]) Es ist dennoch nicht ausgeschlossen, daß wir diese Paarungsweise bei einigen Dipteren finden.

dann mit zusammengefalteten Flügeln entweder unter dem Bauche des Weibchens sitzt *(Ephemeriden*, viele *Dipteren)* oder frei von dem Hinterleibsende herabhängt (einige *Phryganeen*). Bei den *Tipuliden* liegen die Körper der kopulierenden Tiere merkwürdigerweise in Verlängerung von einander und berühren einander nur mit den Hinterleibsspitzen. Beide Tiere fliegen nur in vertikaler Richtung; die horizontalen Flugbewegungen sind passiv von den Luftströmungen herbeigeführt.

Von allen Paarungsstellungen, welche die im Fluge sich paarenden Insekten einnehmen, sind doch die der Odonaten die merkwürdigsten. Die Tiere bilden zusammen miteinander horizontal fliegende, in wundervollen Wellenlinien sich hebende und senkende Flugmaschinen. Um diese fast unglaublichen Körperleistungen zu ermöglichen, sind die mit der Paarung in Verbindung stehenden Strukturverhältnisse großen Modifikationen unterworfen worden. Dies gilt ganz besonders von den Männchen. Während bei den allermeisten anderen Tieren die inneren Genitalien, da, wo äußere Paarungsorgane sich finden, auf diese ausmünden, liegen hier die äußeren Paarungsorgane weit entfernt von der Ausmündung der inneren Genitalien. Diese behalten ihre natürliche Lage an der Spitze des Abdomens. Das eigentliche Paarungsorgan dagegen rückt auf das zweite Abdominalsegment, also auf das vordere Ende des Abdomens auf. Um die Öffnung der inneren Paarungsorgane gruppieren sich bei dem Männchen starke, zangenähnliche Bildungen, womit es das Weibchen festhält. Ähnliche Bildungen finden sich an der Spitze des weiblichen Abdomens. Sie stehen hier aber im Dienste der Eiablage und sind besonders da stachelähnlich entwickelt, wo die Eier in fremdes Material (Pflanzengewebe) eingebohrt werden sollen.

Durch diese Verrückung des Paarungsorgans von der Abdominalspitze auf das zweite Abdominalsegment wird eine Paarung im Fluge bei diesen Tieren, bei denen die beiden Geschlechter beinahe gleich groß sind, ermöglicht. Horizontale Flugbewegungen wären für solche Tiere nur möglich, wenn beide Geschlechter gleichzeitig ihre Flügel gebrauchen könnten. Dies würde wieder bedingen, daß sie in Verlängerung von einander lagern. In dieser Stellung wäre aber während einer horizontalen Flugbewegung eine Paarung eine physische Unmöglichkeit, weil die Paarungsorgane nicht miteinander in Berührung kommen könnten. Weil aber das Paarungsorgan auf das zweite Abdominalsegment hingerückt ist, wird nun, indem die Zangen der Spitze des männlichen Abdomens um den Kopf des Weibchens geschlagen werden und gleichzeitig das Weibchen seine Abdominalspitze bogenförmig bis zum zweiten Abdominalsegment des Männchens krümmt, eine wundervolle Flugmaschine zustande gebracht (Fig. 94). Beide können ihre Flugorgane gebrauchen. Die Flügel des Männchens stehen zu vorderst und ein wenig tiefer, die des Weibchens hinten und ein wenig höher. Durch eine an und für sich ganz einfache Konstruktionsänderung entstehen also diese wundervollen Kopulationsräder der Odonaten, die wir alle wahrscheinlich gesehen haben. Wenn der Leser nun noch einmal eine solche Flugmaschine betrachtet und sieht, wie sie in großen Wellenbogen steigt und sinkt,

senkrecht von der Flugrichtung abdreht, dann muß er bedenken, daß diese Maschine aus zwei Individuen besteht, deren Flugbewegungen nur dadurch zustande kommen, daß die Flügel und damit das Muskel- und Nervensystem der zwei Tiere zusammenwirken. Er wird vielleicht dann verstehen, daß, was er hier betrachtet, zu den eigentümlichsten Leistungen der tierischen Körper, die wir überhaupt kennen, gehört.

Fragt man ferner, in welcher Weise diese in all ihrer Einfachheit ganz geniale Idee, das Paarungsorgan im anderen Ende des männlichen Körpers anzubringen, entstanden ist, so müssen wir leider gestehen, daß


Fig. 94.



Aeschna constricta Say in Paarung. Links ♂. Vergr. 1/1. Nach *Calvert*.

weder die Paläontologie noch die Ontogenie uns vorläufig auch nur die geringste Möglichkeit für eine Erklärung geben. Die Odonaten gehören zu den ältesten Insekten des Erdballs. Wie die Geschlechtsorgane bei den Protodonaten, wovon die Odonaten abstammen, gewesen sind, wissen wir nicht. *Handlirch* teilt uns dagegen mit, daß noch bei den Liasodonaten das Paarungsorgan auf dem zweiten Abdominalsegment liegt. Vollständig fertig, wie Pallas Athene aus dem Kopfe Jupiters heraussprang, treten die Odonaten uns aus dem Mutterschoß der Erde entgegen. Sie durchleben die größten Erdumwälzungen, sie sehen eine der großen Tiergruppen nach der anderen aussterben und verschwinden. Sie jagen heute mit den jüngsten Tiergruppen: Schwalben und Fledermäusen. Seite an Seite in der Abenddämmerung die Mücken und Motten in dem Schatten

der Buchen. Die Organisation dieser Odonaten der Jetztzeit scheint im ganzen dieselbe, wie die der ältesten des Erdballs.

Dasselbe Gepräge von Unveränderlichkeit, das man durch die Paläontologie bekommt, bemerkt man auch, wenn man die Typen der Jetztzeit studiert. Man nehme jede beliebige Libelle von irgendwelcher Lokalität, jeder Schulknabe wird erzählen können, daß das Tier eine Libelle ist. Mag auch der Verlauf der Nerven in den Flügeln, die Farbe, die Größe der Augen und die Form des Abdomens variieren, im ganzen bekommt man doch den Eindruck, daß die Natur mit dem Odonatentypus sozusagen fertig ist: es ist ein fait accompli, womit nichts mehr anzufangen ist. Dessen muß man sich erinnern, wenn man den Typus biologisch und morphologisch verstehen will.

Nachdem die großen Biologen des achtzehnten Jahrhunderts die Paarung der Odonaten in großen Zügen richtig geschildert hatten, wurden unsere Kenntnisse im ganzen neunzehnten Jahrhundert beinahe gar nicht erweitert. Von dieser Zeit liegt hauptsächlich nur *Siebold*s schöne Beobachtung, daß das Männchen das Weibchen unter dem Wasser begleitet, vor. In den Jahren 1906 und 1910 erschienen *Williamson*s und *Ris'* Arbeiten, die beide viel neues bringen. In den Jahren 1909—1911 habe ich selbst sehr viele Beobachtungen angestellt.

Die Paarung der Odonaten zerfällt in drei Etappen:

1. Übertragung des Spermas von dem Genitalporus am 9. Segment des ♂ zu dem Kopulationsorgan an dem 2. Abdominalsegment desselben.

2. Einstellen der Analanhänge des Männchens auf dem Körper des Weibchens.

3. Die eigentliche Paarung: Einführung des Penis in die Vulva des Weibchens.

1. Bis vor kurzem hat man nicht gewußt, wann und wie das Männchen das Sperma von dem Genitalporus zu dem Kopulationsorgan überführt. Die allgemeine Auffassung war die, daß das Männchen auf einem Zweig sitzend, indem es die Spitze des Abdomens vorwärts biegt, das Sperma in den Spermathek füllt: erst dann sucht das Männchen das Weibchen auf. Diese Auffassung ist wahrscheinlich nicht richtig. Oft bin ich von Hunderten von Zygopteriden oder Sympetren umgeben gewesen und habe die Tiere stundenlang beobachtet, nie sah ich eine Bewegung, die darauf hindeutete, daß der Prozeß in der Weise, wie eben erwähnt, vor sich ging. Dagegen wurde meine Aufmerksamkeit auf eine ganz andere Bewegung und bei allen Paarungen leicht zu beobachtende Erscheinung mehr und mehr gerichtet.

Wenn das Männchen ein Weibchen gegriffen hat, steht es immer in wenigen Sekunden mit dem Kopfe gegen das Abdomen des letztgenannten gekehrt auf dessen Kopf. In diesen Sekunden biegt das Männchen die Spitze seines Abdomens unter seinen eigenen Thorax, so daß also sein ganzer Körper bogenförmig gekrümmt ist. Dann kehrt es sich um, reckt seinen Körper aus und befestigt seine Zange auf dem Kopfe des

Weibchens. Ich habe mir vorgestellt, daß die Füllung des Penis eben in diesen Sekunden vor sich geht; doch ist es mir nie gelungen, dies direkt zu sehen, und ich glaubte auch nicht, daß dies möglich gewesen wäre, weil die Zeit zur Beobachtung zu kurz ist. *Williamson* (1902, pag. 66) hat, was mir bis vor kurzem unbekannt war, ganz dasselbe gesehen. Er drückt sich nur viel bestimmter aus. „Each male *(Enallagma exulans)* after alighting and resting for a few seconds still holding the female, then proceeded to fill the seminal vesicle, an operation requiring 10—15 Sec.“ Er hat es auch bei anderen Arten gesehen. Hiervon ausgehend, darf man wohl vermuten, daß die Überführung des Spermas erst auf dem Kopfe des Weibchens stattfindet.

2. In älteren Beschreibungen wird immer angegeben, daß das Weibchen am Prothorax ergriffen wird. Daß dies im allgemeinen nicht richtig sei, war mir schon lange bekannt. Oft habe ich gesehen, daß die Aeschnaarten alle den unpaaren unteren Kaudalanhang auf die Dorsalseite des Occipitaldreiecks und die paarigen oberen Kaudalanhänge gegen die Hinterseite des Kopfes zwischen diesen und den Prothorax hineinpreßten. Dadurch wird der Kopf wie in einer Zange festgehalten. So meinte ich auch, daß die Verhältnisse bei den *Sympetren* und *Cordulien* sind. Aus der merkwürdigen, bei den *Gomphiden* sich findenden Zange bin ich geneigt zu schließen, daß diese sich an dem Prothorax befestigt. Doch hatte ich leider nie Gelegenheit, bei diesen Tieren eine Paarung zu beobachten. Später, als ich *Williamsons* und *Ris'* Arbeiten bekam, sah ich, daß meine Beobachtungen ganz mit den ihrigen übereinstimmten.

Die alte Auffassung, daß das Weibchen am Prothorax ergriffen wird, paßt mit Sicherheit nur für die Zygopteriden. Hier werden die zwei Paar Zangen auf dem Prothorax des Weibchens eingesetzt. *Williamson* hat gezeigt, daß dies in zweierlei Weise vor sich gehen kann. Bei dem *Lestes* wird das erste Paar wie eine Zange zwischen Pro- und Mesothorax eingesetzt, das zweite liegt über dem Dorsum des Prothorax. Bei den übrigen Zygopteriden „bildet der obere Anhang mit dem entsprechenden unteren eine in antero-posteriorer Richtung wirkende Zange, wobei der untere über die vordere Fläche des Prothorax und den Mesothorax eingefügt wird. Bei allen Zygopteriden wird der Prothorax des Weibchens nach hinten hart gegen den Mesothorax gepreßt“. (*Ris* 1910, S. 70.)

Wenn man kopulierende Odonaten fängt, gehen sie im allgemeinen gleich von einander. Zwischen den einheimischen Arten ist dies doch mit den *Ischnuren* häufig nicht der Fall. Es ist für das Männchen, wenn es sich einmal auf dem Thorax des Weibchens festgesetzt hat, nicht möglich, schnell wieder loszukommen. Zieht man das Männchen mit Gewalt von dem Weibchen ab, so bemerkt man einen merkwürdig zähen Widerstand. Bei näherer Betrachtung findet man, teils an der Abdominalspitze des Männchens, teils an dem Thorax des Weibchens, weiße Flecken, die man abschaben kann. Unzweifelhaft existiert hier ein Sekret, das doch sicherlich von dem Männchen herrührt, womit es am Weibchen angekittet wird.

Im Juli 1911 sah ich ein Weibchen von *Ischnura elegans* oberhalb des Wassers sitzen. Dann und wann wurde in ganz eigentümlicher Weise sein Körper ruckweise bewegt. Näher beobachtet zeigte es sich, daß von dem Thorax ein Strang in das Wasser ging, und daß unter dem Wasser etwas an dem Strang zog.

Ich nahm das Tier heraus und fand, daß die Ursache der Bewegung eine *Naucoris* war und der Strang von einem Männchen gebildet wurde, dessen Kopf abgebissen war und auf dessen Thorax der *Naucoris* saugte. Die Tiere sind wahrscheinlich eierlegend unter dem Wasser gewesen. Das Männchen ist von einem *Naucoris* angegriffen worden und das Weibchen ist aufwärts geflüchtet. Trotzdem das Weibchen aufwärts und der *Naucoris* abwärts zog, war doch der unglückliche männliche Körper so fest an den Thorax des Weibchens gekittet, daß es nicht loskommen konnte. Nun liegt das Weibchen mit dem angekitteten männlichen Abdomen in einem Formalinglas.

Ganz ähnliche Beobachtungen hat *Williamson* (1906, S. 145) an amerikanischen Arten gemacht: „Females separated from the males, usually have a whitest spot on the mesepisternon, where the tubercles of the male have rested. I once captured a female *Enallagma exulans*, to whose thorax was attached the last nine abdominal segments of the male. Possibly a bird or fish had snapped away the remainder of the body of the male.“

Bei den meisten Zygopteriden und den Sympetren bleiben die Männchen, da sie eine Rolle bei der Eiablage spielen, an dem Körper des Weibchens angeheftet. Bei den übrigen Anisopteren gehen die Geschlechter sehr oft unmittelbar nach der Paarung auseinander. Bei den Libelluliden werden die Weibchen im Fluge gegriffen und die ganze Paarung fliegend ausgeführt und beendet. Bei den meisten übrigen spielt jedoch immer die Unterlage eine größere oder kleinere Rolle.

3. In den Fällen, wo die Paarung in sitzender Stellung ausgeführt wird, krümmen die Weibchen das Abdomen vorwärts, und indem gleichzeitig das Männchen teils sein Abdomen und damit auch das Weibchen vorwärts zieht, teils das zweite Abdominalsegment abwärts senkt, kommt die eigentliche Paarung zustande. Die Beine des Weibchens spielen hier vermutlich nur eine sehr unbedeutende Rolle. Bei den Tieren dagegen, bei denen die Paarung entweder ganz oder doch teilweise im Fluge ausgeführt wird, und die zwei Geschlechter fliegende Räder bilden, führen die Männchen eigentümliche vertikale Flugstellungen, die später genau beschrieben werden, aus, wodurch die Paarungsstellung ermöglicht wird. Hier spielen die Beine des Weibchens beim Festhalten des Männchens, indem sie die Seiten seines Abdomens umfassen, eine große Rolle.

Die eigentliche Paarung ist immer ziemlich kurz. Sie dauert wahrscheinlich nur einige Minuten, wird aber sicherlich oft wiederholt. Ich habe sie oft bei verschiedenen Aeschnaarten studiert.

Der von dem männlichen Abdomen und dem ganzen weiblichen Körper gebildete Kreis ist in einer unaufhörlichen Bewegung. Das zweite Abdo-

minalsegment des Männchens wird regelmäßig und schnell aufwärts gehoben und abgesenkt. Gleichzeitig zieht die Zange an dem Kopfe des Weibchens, so daß die ganze Masse in Bewegung gesetzt wird. Die ganze Mechanik in dieser Paarungskette ist wundervoll abgestimmt und angepaßt.

Außer den bisher erwähnten Paarungsstellungen kommen sicherlich auch andere vor. So hat *Tillyard* für die australischen *Petalura gigantea* gezeigt, daß die blattförmigen oberen Anhänge des Männchens nicht den Kopf, sondern die Schultergegend des Mesothorax umfassen.

Sowohl auf dem Kopfe als auf dem Thorax des Weibchens findet man Anpassungen (Kielen, Höcker, Vertiefungen etc.), die mit der Form der Analanhänge des Männchens übereinstimmen, so daß sie wie Hacken und Ösen ineinander greifen. Diese Strukturverhältnisse des Weibchens sind nur wenig studiert.

Auf den blaugepuderten Männchen hinterlassen die Beine der Weibchen, indem sie den Puder abreiben, deutliche Marken. Andrerseits entstehen dort, wo die Zangen der Männchen sich an den Körper der Weibchen heften, Abdrücke anderer Art. Die Augen der Weibchen werden eingedrückt und der Thorax kann, wie oben hervorgehoben, weiße Flecken tragen. Solche Merkmale sind von *Ris* studiert worden und als Kopulationsmerkmale bezeichnet worden.

Die Eiablage der Odonaten findet in zwei Hauptmodi statt.

I. Die Eier werden frei auf einem Substrat abgeworfen.

II. Die Eier werden in Pflanzengewebe eingebohrt.

Jeder dieser Hauptmodi kann wieder abgeteilt werden.

I. *A.* Eier vereinzelt abgelegt.

a) Hauptsächlich auf die Oberfläche der Gewässer, von Wellen von der Abdominalspitze abgespült:

Libellula, Orthetrum, Leucorrhinia, wahrscheinlich *Gomphus.*

b) Hauptsächlich auf feuchter Erde, Schlamm, Algenmassen etc.:

Sympetrum.

c) In feuchter Erde eingebohrt:

Cordulegaster.

B. Eier in größeren zusammenhängenden Klumpen oder Strängen abgegeben.

a) In Klumpen:

Cordulea aenea.

b) In Strängen:

Epitheca, Tachopteryx.

II. *A.* Eier in Pflanzen, oberhalb, oft außerhalb des Wassers und häufig in verholzte Pflanzenteile eingebohrt:

Lestes.

B. Eier in Pflanzen eingebohrt, die am häufigsten im Wasser wachsen.

a) Die Weibchen gehen nicht selbst unter das Wasser, sondern stecken nur das Abdomen in dasselbe hinein.

a_1) Hauptsächlich in abgestorbene Pflanzenteile, Treibholz etc.

Brachytron, Aeschna, wahrscheinlich *Anax* und *Somatochlora metallica* (?).

b_1) Hauptsächlich in lebende Pflanzen:

Viele *Agrion*-Arten und die meisten *Zygopteriden.*

b) Die Weibchen, häufig von den Männchen begleitet, gehen oft unter Wasser und legen dort ihre Eier in lebende Pflanzen ab:

Erythromma najas, einige *Agrion*-Arten, *Lestes sponsa;* alle diese legen auch ihre Eier wie Gruppe *a)* ab.

Wir werden nun hauptsächlich auf eigenen Beobachtungen fußende Beispiele dieser verschiedenen Eiablagen geben.

I. *A, a.* Die Weibchen von *Libellula, Orthetrum* und *Leucorrhinia* sieht man oft eierlegend über dem Wasser schwebend.

Im Juni 1910 sah ich mit dem Zeiss-Anastigmat, daß mehrere Weibchen von *Libellula quadrimaculata* draußen über dem Wasserspiegel zwischen den *Myriophyllum*-Rasen in Kreisen herumflogen. Das Weibchen schlug das Abdomen ca. 20—30mal in der Minute ins Wasser; ca. 1 *dcm* hinter dem Weibchen flog ununterbrochen das Männchen. Plötzlich während des Fluges stürzte das letztgenannte sich auf das Weibchen los und saß dann in einem Bruchteil einer Sekunde auf dem Kopfe desselben. Die Tiere flogen einige Augenblicke per collum. Dann stellte das Männchen sich plötzlich mit dem Kopfe abwärts. Gleichzeitig schlug das Weibchen das Abdomen vorwärts, und indem das Männchen sich wieder aufrichtete, waren die Tiere in Paarungsstellung.

Diese dauerte 5—6 Sekunden und wurde, immer schwebend, abgebrochen. Auch das Weibchen begann, ohne sich zu setzen, wieder die Eiablage. Das Männchen flog davon, schwebte in großen Kreisen über dem Teich, kam wieder zurück und hielt sich schwebend ca. 1 *m* hinter dem eierlegenden Weibchen. Die ganze Prozedur fand schwebend in der Luft statt.

Keine Feder ist imstande, die spielende Eleganz, die unglaubliche Treffsicherheit zu schildern, womit der ganze Prozeß, ohne daß die Tiere nur einen Moment ein Substrat berühren, ausgeführt wird.

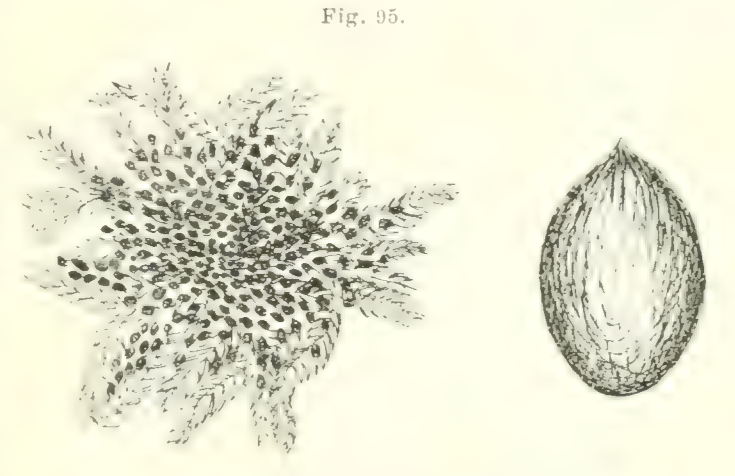
Nicht immer findet die Eiablage in der Mitte der Teiche statt. Oft stehen die Weibchen, und nicht immer von den Männchen begleitet, eierlegend über Pflanzen. Dann breiten die Eier sich, wie *Heymons* (1896, S. 5) mitteilt, „in Form eines unregelmäßigen Überzuges über ein Konvolut von Wasserpflanzen und Algen aus". Bei jedem Niederschlag werden

25—40 Eier abgegeben. Nimmt man, was auch *Beutenmüller* (1890, S. 125) mit anderen Arten getan hat, ein eierlegendes Weibchen mit den Fingern um das erste Paar Flügel und läßt dann die Spitze des Abdomens in einer Schale mit Wasser schlagen, so gibt das Weibchen bei jedem Schlag 20—40 Eier ab.

Bei den *Leucorrhinia*-Arten sind die Verhältnisse beinahe dieselben, nur findet die Paarung hier hauptsächlich in ruhender Stellung auf Pflanzen statt.

I. *A, b.* Bei den *Sympetrum*-Arten sind die Verhältnisse ein wenig modifiziert. Die Paarung wird hier in der Luft begonnen, wird aber in Ruhelage vollendet. Damit verläßt das Männchen aber das Weibchen nicht und dieses beginnt die Eiablage, indem gleichzeitig das Männchen es immer am Collum festhält. Während des Eierlegens wird es von ihm dirigiert.

Fig. 95.



Eiermassen von *Libellula quadrimaculata* auf Moospflanzen abgeworfen. Rechts ein Ei vergrößert. Vergr. 1/1 und ca. 25/1. *W.-L.*

Am 6. September 1910 sah ich auf einem ganz kleinen Flecken nicht weniger als 10 Paare von *Sympetrum sanguineum* eierlegend stehen. Die vollkommen trockene Erde, ca. 5 *m* vom Wasserspiegel entfernt, war mit *Fontinalis* und *Hypnum* bedeckt. Hierüber standen die 10 Paare schwebend. Ich konnte sie, ohne die Tiere zu stören, in einem Abstand von nur 1 *m* beobachten.

Das Männchen drückte mit der Zange auf den Kopf des Weibchens; dann folgte ein Schlag der Flügel und das Abdomen des letztgenannten krümmte sich abwärts. Regelmäßig konnte man pro Sekunde einen Flügelschlag hören. Für jeden Schlag wurden nur ein oder sehr wenige schwarzbraune, wenig oder gar nicht klebende Eier abgeworfen.

Wenn das Pärchen lange in derselben Stellung schwebend gestanden hatte, drehte es sich um und setzte die Eiablage fort. Über 20 Minuten sah ich dasselbe Paar immer schwebend und eierlegend stehen. Dann und wann kam eine große *Aeschna juncea* in den kleinen Schwarm hereingesegelt, stieß die Tiere an und segelte weiter. Der ganze Boden war sozusagen mit braunen Eiern bedeckt (Fig. 95). Das Moos war nicht grün, sondern braun und oft lagen die Eier schichtenweise übereinander. Wenn man den Ufern entlang wanderte, konnte man in einem Abstand von mehreren Metern die Eiablageplätze wegen ihrer braunen Farbe leicht erkennen. Später im Winter stieg das Wasser in dem Teich und die Eier wurden dann von dem Wasser bedeckt.

Ganz ähnliche Beobachtungen über Eiablage der *Sympetren* haben sowohl andere als auch ich selbst zum Teil an anderen Arten gemacht.

I. *A*, *c*. Über die Eiablage der *Cordulegaster*-Arten liegen in der Literatur sehr verschiedene Mitteilungen vor.

Lucas (1900, S. 160) gibt an, daß *Cordulegaster* taucht „the tip of the abdomen at random", *Tümpel* (1900, S. 46), daß sie die Eier in die Pflanzen einbohren.

Ris (1905, S. 113) hat gesehen, daß *Cordulegaster*, wenn eierlegend, den hinteren, zugespitzten Teil des Abdomens „vertically in the crumbled limestone deposit on the bottom of the very shallow water" einführt.

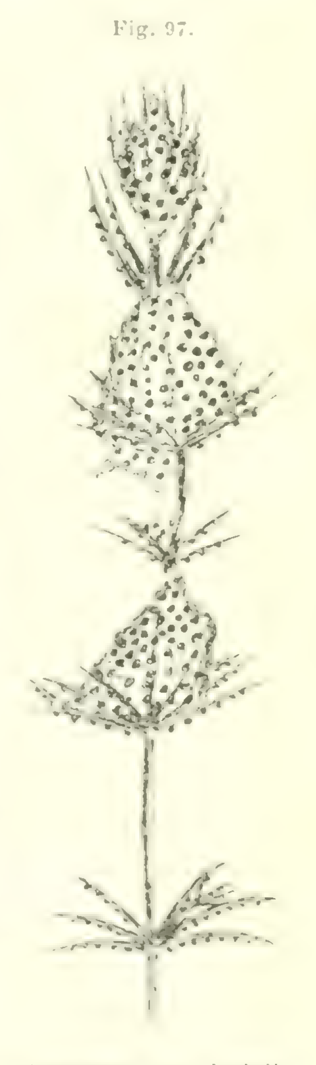
Fig. 96.

Eiermassen, wahrscheinlich von *Cordulien*. Vergr. 1/1. Rechts ein Ei vergrößert. Nach *Lampert*.

Ganz ähnliche Beobachtungen hat auch *Drabble* (1905, S. 310) angestellt. „The insect rises between each thrust to a hight of some six inches. About 70—75 thrusts were made per minute and this was continued for nearly 10 minutes in the same spot. The female was not accompanied by the male."

Williamson (1907, S. 144) hat *C.* eierlegend in Algenmassen gesehen. Hier im Lande ist das Tier äußerst selten. Nie habe ich es eierlegend gesehen.

Fig. 97.



Eiermassen von *Cordulia aenea* auf Chara sp. Vergr. 1/1. *W.-L.*

I. *B*, *a*. Bei den meisten der nun zu besprechenden Arten (Gruppe *Cordulina*) spielen Gallertbildungen um die Eier eine vermutlich viel größere Rolle.

Bei *Cordulia anea* stürzt das Männchen sich auf das Weibchen los. Häufig wird es dabei in dem Grase niedergeschlagen, wo die Paarungsstellung eingenommen wird. Dann fliegen die Tiere eine kurze Strecke und hängen sich an einem Baume auf.

Während des Eierlegens wird das Weibchen nicht von dem Männchen begleitet.

Am 12. Juni 1911 sah ich mehrere *Cordulien* an dem Rande eines kleinen Teiches sitzen. An den Characeen, die um denselben Schwemmrasen bildeten, fanden sich, wo die Tiere saßen, zahlreiche haselnußgroße, lockere Gallertmassen, die bis ca. 100 braune Eier enthielten (Fig. 96—97). Mehrmals konnte ich mit dem Zeiss-Anastigmat sehen, wie die Tiere das Abdomen den Pflanzen andrückten. Zu Hause legten die Weibchen mehrmals Eier ab. Diese wurden in kleine Haufen von ca. 20—30 Eiern

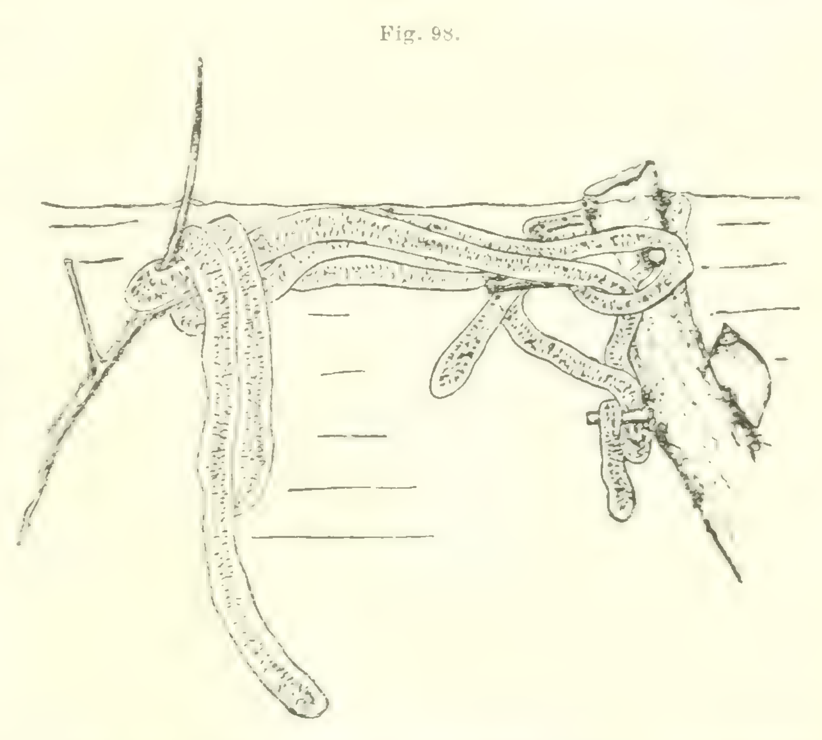
abgegeben. Ins Wasser gebracht quoll eine bisher unsichtbare Geleemasse auf, so daß die Eier nun halb schwebend in dem Glase lagen. Das Aufquellen geschah ganz momentan und bewirkte, daß der Umfang des Geleeklumpens verdoppelt wurde.

Wie die Eiablage bei den nahestehenden *Somatochlora metallica* vor sich geht, wissen wir nicht mit Sicherheit.

I. *B, b.* Ganz eigentümliche Eiermassen findet man bei *Epitheca* und den amerikanischen *Tetragoneuren.*

1878 fand *Gerard* in Nordamerika zahlreiche lange Eierschnüre, die in Bündeln von 30—40 an den Potamogetonpflanzen angeheftet waren; jede Schnur war 12 bis 15 Zoll lang. *Needham* (1901, S. 491) fand ähnliche Schnüre und zeigte, daß sie von dem Genus *Tetragoneuria* herrührten. Sie finden sich in großen Mengen: „I think one might easely have filled a barret with the clusters that could have been picked up at the surface of this pond; the clusters shown in the figure contained about 110.000 eggs and with the enveloping gelation would have about filled a half pint measure" (Fig. 98).

Fig. 98.



Laichmassen von *Tetragoneuria* auf Zweigen nahe an der Oberfläche aufgehängt. Vergr. $^1/_1$. Nach *Needham*.

Williamson (1905, S. 255) berichtet über *Tetragoneuria cynosura* folgendes: „About noon a Tetragoneuria was observed which seemed to have a pellet of some sort attached beneath near the end of the abdomen. It was captured and I hastened to place the pellet in water. Slowly it uncoiled into a strand of eggs about three inches long. The pellet of eggs when taken from the net was elliptical in shape, measuring about $^5/_{16}$ of an inch in the long axis and scarcely $^1/_4$ of an inch in the short axis." Auch die Eiablage konnte *Williamson* beobachten.

Nachdem er festgestellt hat, daß die große Vulvarlamina die Bedeutung hat, die Eiermasse zu stützen und zu tragen, bemerkt er: „The female flew rapidly evidently not looking for a point for ovipositing. The pellet which remained apparently the size when first seen, was „ripening" so its uncoiling in the water would be more rapid than had been the case with the pellet I had taken from the first female. The flight of the female under observation became more deliberate and she approached nearer the

surface. Suddently the tip of the abdomen swept the water as rapidly as though the species were a Libellula or Tramea. I waded at once to the spot. The strand of eggs possibly five inches in length with a specific gravity slightly greater than water was hung between two horizontal slightly submerged sedge leaves."

Fig. 99.



Laich von *Epitheca bimaculata* auf Elodea angebracht. Vergr. ca. $^1/_2$. Nach *Heymons*.

Beinahe gleichzeitig wurden ähnliche Eierschnüre auch hier in Europa gefunden. So berichtet *Weltner* (1889, S. 146) von Tegelersee über Eierschnüre von 41 *cm* Länge; er meint, daß der Laich entweder *Cordulia* oder *Epitheca* angehört. Sie wurden von *Heymons* (1896, S. 5) wieder gefunden und schön abgebildet (Fig. 99).

9. Juli 1897 fand ich in einem kleinen See, Hulsee, nahe bei Frederiksdal ca. $^1/_2$ *m* lange weiße Eierschnüre, die beinahe halb so dick als ein Finger waren. Wem sie angehörten, war mir ganz unbekannt.

13. Juli 1909 wurden sie wieder gefunden. In den Tagen vom 18. Juli bis 20. Juli wurden sie ausgebrütet und gaben die leicht erkennbaren *Epitheca maculata*-Larven.

Das Tier ist bei uns außerordentlich selten. Auch ist es auf der Lokalität nur in wenigen Exemplaren zu treffen. Daher gelang es mir leider nicht, die Eiablage zu sehen. Wer diese ca. $^1/_2$ *m* langen, dicken Eierschnüre gesehen hat, kann sich nicht gut vorstellen, daß sie von einem einzigen Weibchen abgelegt sein können. Dies ist jedoch ganz unzweifelhaft der Fall. Jede Eierschnur bildet ein ganz zusammenhängendes Stück, jedes hängt für sich guirlandenähnlich auf den tiefgrünen *Ceratophyllum*-Pflanzen, die die kleine Bucht des Sees ausfüllen.

II. *B, a, α.* Über Paarung und Eiablage der großen *Aeschna*-Arten liegen ziemlich viele Beobachtungen vor. Ich habe selbst sehr viele gesammelt. Die Paarung geht bei den verschiedenen Arten wahrscheinlich in ganz derselben Weise vor sich.

2. Oktober 1909 sah ich ein Männchen von den schönen *Ae. juncea* sich auf ein Weibchen losstürzen. In einem Abstand von nur einem Meter von mir stürzten die beiden Tiere in das Gras nieder. In einer Sekunde stand dann das Männchen auf dem Kopfe des Weibchens, zirkelförmig gekrümmt. Gleichzeitig war die Spitze des Abdomens mit der Unterseite des Thorax in Berührung und eben dann ist die Füllung des Spermatheks des Männchens mit Sperma geschehen. Unmittelbar nachher wurden seine Zangen um das Hinterhaupt des Weibchens geschlagen, worauf die zwei Tiere einige Meter miteinander per Collum und in einer horizontalen Linie flogen. Dann stürzte das Männchen sich plötzlich vertikal abwärts;

gleichzeitig schlug das Abdomen des Weibchens vorwärts und befestigte sich an dem Thorax des Männchens; darauf richteten die zwei Tiere sich von der vertikalen Stellung wieder aufwärts und flogen nun ca. 100 *m* in einem Abstand von 3 *m* von der Erde in gerader Linie in Paarungsstellung auf eine Buche.

Während des Fluges lagen alle vier Flügel beinahe in einer Ebene. Auf der Buche waren die zwei Tiere vertikal aufgehängt. Das Männchen trug das Weibchen ganz, dessen Vorderbeine die Seiten des männlichen Abdomens berührten, während die zwei anderen Paare frei in die Luft ragten.

Die Weibchen legen ihre Eier ab, ohne von den Männchen begleitet zu werden (Fig. 100). Dagegen sieht man oft die letztgenannten die Ufer der Teiche, wo die Weibchen eierlegend sitzen, in schnellem Fluge absuchen.

Fig. 100.



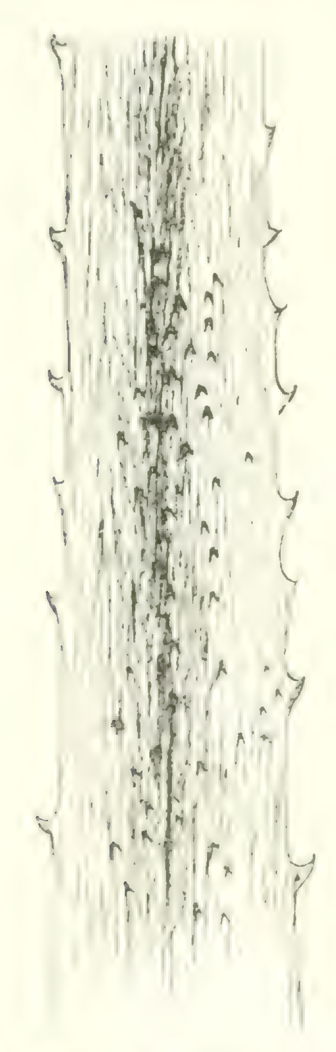
Aeschna grandis in einer Pflanze auf der Oberfläche des Wassers eierlegend. Vergr. 1/1. Nach *Lucas*.

Was die Eiablage anbelangt, verhalten die einzelnen Arten sich recht verschieden. Gemeinsam für alle ist, daß die Eier immer in fremdes Material eingebohrt werden. Die Weibchen besitzen einen kurzen, aber sehr starken Legestachel, womit die Löcher gebohrt werden. Das Material sind hauptsächlich lebende oder tote Pflanzenteile, die mehr oder weniger von Wasser bedeckt sind. Die Tiere sitzen oberhalb des Wassers, stecken aber das Abdomen durch die Wasseroberfläche in das Pflanzengewebe hinein. Ehe das Loch gebohrt wird, sieht man die Tiere mit der Spitze des Abdomens sehr sorgfältig eine geeignete Stelle aussuchen. Es ist, als ob sie diese als Fühler gebrauchten.

Aeschna grandis scheint eine merkwürdige Vorliebe für totes Pflanzenmaterial: Zweige, Baumstümpfe, abgestorbenes *Phragmites* und *Carex-rhizomen* zu haben. Nur selten sah ich Eiablage in frischen grünen Pflanzenteilen, dagegen oft in Torfwänden und weichem Schlamm. Hier bohrte das Weibchen die 5 letzten Abdominalsegmente, die lotrecht gehalten wurden, in den Schlamm hinein. Indem das Tier sich auf demselben Fleck drehte, wurden die Eier konzentrisch um diesen Fleck eingebohrt. Im losen Schlamm geht das Abdomen bis 10—15mal in der Minute auf und nieder. Dann und wann hebt das Tier sich wenige Zentimeter über die Erde und kehrt

sich um. Es wurde in ca. $^1/_2$ Stunde eierlegend auf demselben Fleck beobachtet. Wie wenig ein eierlegendes Weibchen von *Aeschna grandis* sich um das Material kümmert, sieht man daraus, daß ein solches sowohl in meine Finger als auch meinen Stiefel versucht hat, Eier zu legen. In Streichhölzchen gelang es ihr vorzüglich. Wo die Erlenwurzeln im Spätherbst über das Wasser ragen, tief in das Gewirr der Wurzel unter die überragenden Steilufer der Torfwände, legt *Aeschna juncea* ihre Eier ab. Wenn man den Kahn an diesen nur sehr wenig belichteten Höhlen vorbeisteuert, sieht man oft das Tier erschreckt herausstürzen. Hier suchen auch die Männchen in eiligem Fluge die Weibchen auf.

Fig. 101.



Eier von *Aeschna viridis* in einem Stratiotesblatt angebracht. Vergr. 1/1. W.-L.

Ae. viridis habe ich bisher nur eierlegend in lebenden Pflanzen von *Stratiotes aloides* gefunden. Liegt man nahe an den *Stratiotes*-Rasen, so bekommt man erst den Eindruck, als ob sie leblos seien. Plötzlich hört man dann hier und da knitternde Geräusche. Bald bemerkt man zwischen den starren, aus dem Wasser herausragenden grünen *Stratiotes*-Blättern glänzende *Aeschna*-Flügel. Bei näherer Betrachtung kann man in seiner nächsten Umgebung auf einmal 10—15 eierlegende Weibchen sehen. Die Tiere setzen sich auf ein Blatt und krümmen das Abdomen abwärts. Wenn es in seiner halben Länge von Wasser bedeckt ist, beginnt die Eiablage. Dies geht immer auf die Innenseite beinahe in der Mitte derselben vor sich. Langsam führt das Tier das Abdomen tiefer und tiefer ins Wasser hinein, oft so tief, daß die Hinterflügel beinahe ganz unter Wasser gehen. Dann kriecht es weiter und beginnt die Eiablage auf einem anderen Blatt. Wird ein solches untersucht, so findet man unregelmäßig nahe aneinander 20—40 Narben angebracht (Fig. 101). Mit einer Pinzette kann die Oberhaut entfernt werden und darunter findet sich dann das Ei.

Über die eierlegenden Weibchen flogen die Männchen. Mehrmals bekam ich den Eindruck, als ob ich mit etwas Übung dieselben besser entdeckte, als sie, und es sah aus, als ob die Weibchen, so lange sie Eier legten, gar nicht mit dem Besuch der Männchen zufrieden waren.

Die Löcher für die Eier sind bei dieser Art immer sehr leicht zu beobachten. Auf mehreren Pflanzen fand ich 10—12 mit Eiern versorgte Blätter. In einem kleinen Moorwasser wurden 20 große *Stratiotes*-Pflanzen, reichlich mit Eiern versorgt, ausgelegt. In der Zeit vom 28. August 1909 bis 7. Juni 1910 wurden diese 20 Pflanzen alle 14 Tage regelmäßig untersucht. In den Wintermonaten wurde das Eis entfernt. Die Pflanzen wurden aufgefischt.

Es zeigte sich dann, daß die Eier sich schnell bis zum 15. Oktober bis zu einem bestimmten Punkt entwickelten. Dann hörte die Entwicklung vollständig auf, und vom 15. Oktober bis 15. April 1910 sahen sie immer ganz unverändert aus. Vom 15. April und bis 18. Mai ging die Entwicklung weiter, und am 18. Mai fand man in den Blättern kleine Löcher, durch welche Tiere, wahrscheinlich Schmarotzer, ausgekrochen waren. Am 7. Juni fanden sich zahlreiche grünlich-weiße, ganz kleine Nymphen auf den Pflanzen, und wenn die Pflanzen in diesen Tagen in die Aquarien aufgenommen wurden, wurde der Boden bald mit Nymphen bedeckt.

Hiermit wurde also festgestellt, daß *Ae. viridis* bei uns als Ei überwintert. Es geht aus ähnlichen, gewiß aber nicht so genauen Beobachtungen hervor, daß auch *Ae. grandis* als Ei überwintert. Es ist wahrscheinlich, daß dies mit den meisten *Aeschna*-Arten der Fall ist.

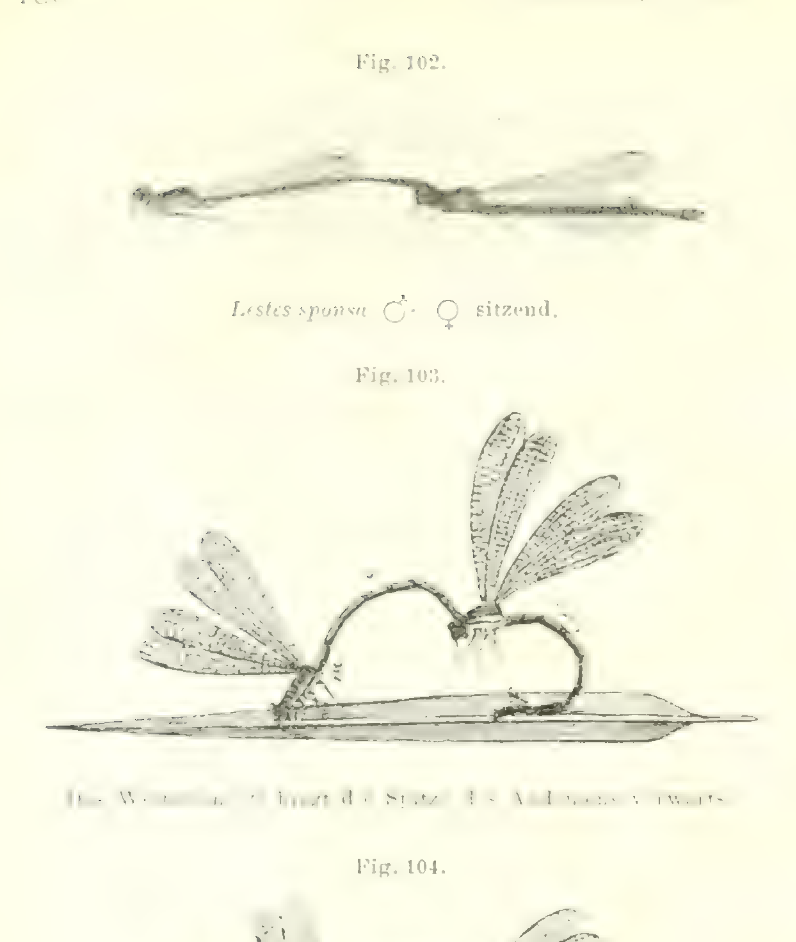
Amerikanische *Aeschna*-Arten (*Davis* 1885, S. 18) sollen ganz unter Wasser gehen, um Eier zu legen.

Anax soll nach der Angabe verschiedener Autoren die Eier wie *Aeschna* ablegen.

Über die kleinen *Zygopteriden* liegen sehr viele Beobachtungen über Paarung und Eiablage vor. Gemeinsam haben diese Tiere, daß die Eier immer in Pflanzenteilen oder in Schlamm eingebohrt werden. Wir werden als Beispiele hier nur die Fortpflanzungsverhältnisse bei den *Lestes*-Arten, *Erytrommata naias* und bei *Agrion pulchellum* erwähnen.

II. *A. Lestes dryas.* Kurz, nachdem die Männchen ca. am 15. Juni bis 25. Juni erscheinen, ziehen sie ihre schön blau gepuderte Hochzeitstracht an. Erst 2—3 Wochen später kommen die Weibchen. Dann beginnt bald Paarung und Eiablage, die bis Anfang August dauern. Die Paarung beginnt damit, daß das Männchen sich auf dem Kopfe des Weibchens anbringt. Sein Körper ist in wenigen Sekunden zirkelförmig gekrümmt, es dreht sich und befestigt die Zange auf dem Prothorax des Weibchens. Dann fliegt es vorwärts und beide fliegen pr. collum davon (Fig. 102—105). Bald setzen sie sich auf eine Irispflanze. Der Körper des Männchens bildet mit der Irispflanze einen ganz bestimmten Winkel von ca. 60°, der des Weibchens liegt in der Verlängerung des Männchens. Zusammen bilden die zwei Körper eine vollkommen gerade Linie. Das Männchen trägt also in dieser Stellung das Weibchen. Die Beine des letzteren liegen alle dem Körper eng angedrückt. Dann und wann sieht man, wie das Männchen die Spitze seines Abdomens erst abwärts und dann vorwärts krümmt, dadurch zieht es das Weibchen in der Weise vorwärts, daß der Kopf des letzteren wiederholt gegen sein Paarungsorgan gestoßen wird. Jedesmal geht das Weibchen in seine frühere gerade Stellung zurück. Plötzlich biegt das Männchen sein Abdomen sehr stark vorwärts und gleichzeitig schlägt das Abdomen des Weibchens von unten nach aufwärts. Dann folgt die eigentliche Paarung, die wenigstens eine Viertelstunde dauert und sicherlich oft wiederholt wird. Mit dem Beginn der Paarung schlagen die Beine des Weibchens auswärts und ruhen nun teils auf den Beinen, teils auf den Seiten des Abdomens des Männchens.

Fig. 102.



Lestes sponsa ♂ ♀ sitzend.

Fig. 103.

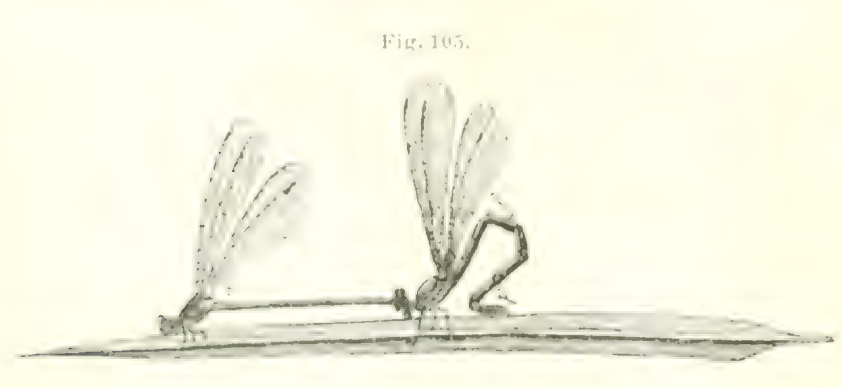
Das Weibchen [illegible] biegt die Spitze des Abdomens aufwärts.

Fig. 104.



Die eigentliche Paarungsstellung; die Spitze des weiblichen Abdomens ist an das zweite Abdominalsegment des Männchens, wo der Penis sitzt, angedrückt.

Fig. 105.



Das Weibchen (rechts) eierlegend mit dem Männchen (links) an dem Kopfe des Weibchens angeheftet.

Die 4 Figuren illustrieren 4 Phasen in der Paarung und Eiablage der Zygopteriden.

Fig. 102 nach *Lucas*; die übrigen nach *Réaumur*. Vergr. $^1/_1$.

Sowohl wenn die Tiere pr. collum sitzen, als auch so lange die Paarung dauert, berührt das Weibchen also die Pflanze mit den Beinen nicht. Nicht so ganz selten kann man Ketten von drei Individuen sehen. Das Weibchen „fährt mit zweien“.

Hier im Lande findet die Eiablage vermutlich immer oberhalb des Wassers statt. Die überall bevorzugte Pflanze scheint *Alisma plantago* zu sein. Die Eiablage findet ferner nie in den Blattstielen, sondern nur in dem Stengel des Blütenstandes statt (Fig. 106). Eben auf demselben saßen in meinen Teichen oft gleichzeitig 4 bis 6 Paare von Tieren eierlegend. Während der Eiablage sitzt das Männchen immer pr. collum des Weibchens.

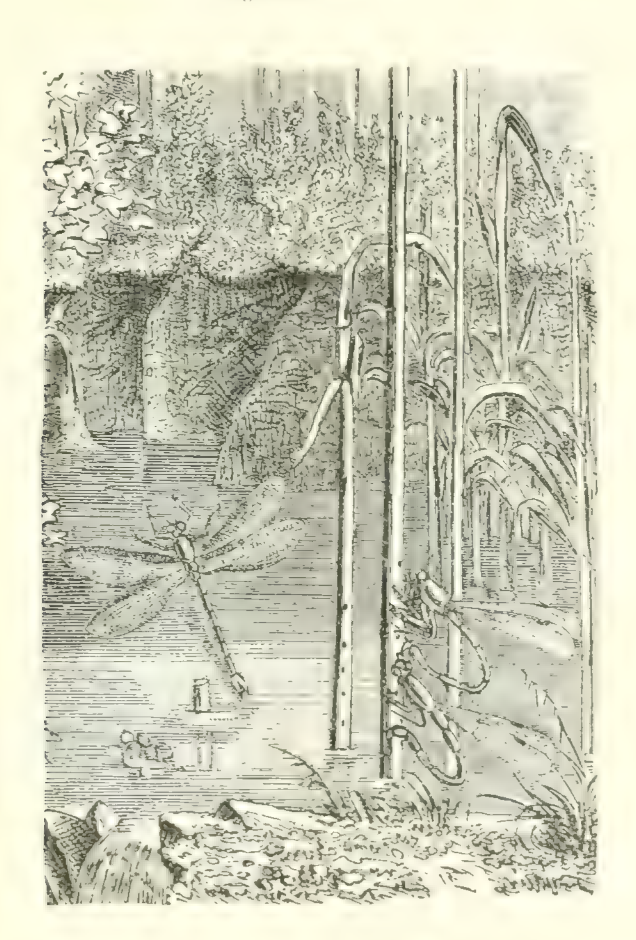
In den meisten Fällen schreiten die Tiere von oben bis unten. Die Eier werden immer in einer ganz geraden Linie abgesetzt, und der Abstand zwischen den Eiern ist ein recht konstanter. Die Länge der Eierlinie kann ca. 40 *cm* erreichen und solche Linien können ca. 50 bis 70 Eier enthalten. Das Weibchen braucht ca. 2 Minuten, um jedes Loch zu verfertigen. Es ist ein ungemein schönes Schauspiel, zu sehen, wie die Bogen.

welche die Abdomina der Männchen und Weibchen bilden, während des Eierlegens sich senken und heben. Die Mechanik des Abdomens in allen seinen verschiedenen Stellungen und Biegungen während der Paarung und der Eiablage ist außerordentlich bewunderungswürdig.

Schneidet man eine Eierlinie auf, so sieht man, daß jedes Ei in einem schrägen Kanal liegt, der länger als das Ei ist. Vorne sind die

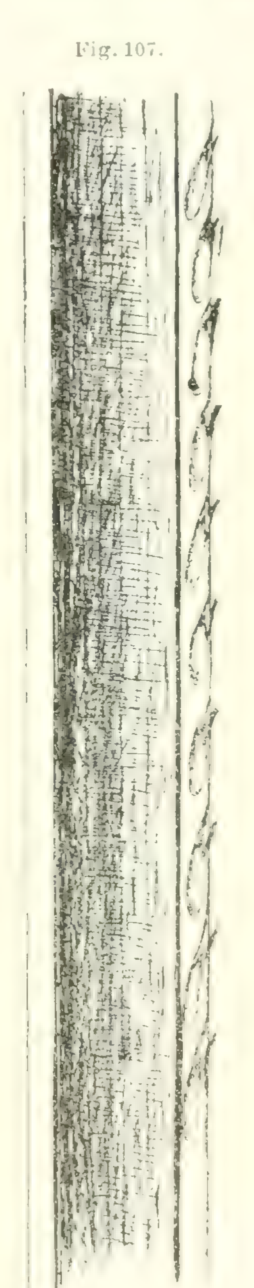


Fig. 106.



Lestes eierlegend in Pflanzenstengeln (rechs). Nach *Graber*.

Fig. 107.



Blütenstengel von *Alisma plantago* durchgeschnitten; in der rechten Seite sitzen die Eier von *Lestes dryas* eingestochen. Vergr. ca. 10. *W.-L.*

Eier fein zugespitzt (Fig. 108). Die Spitze ist schwarz. Diese schwarzen Spitzen ragen immer vorwärts (Fig. 107.) Die Pflanzen leiden alle stark unter diesem Angriff. Sie welken und bilden nur selten Früchte.

In der Zeit vom 15. Juli 1910 bis 1. Mai 1911 wurden die Pflanzen alle 14 Tage untersucht. Die Eier entwickelten sich anfangs sehr schnell und hatten am 28. August große, rote Augenflecken. Noch um diese Zeit standen die Blütenstengel aufrecht, waren aber ganz welk. Dann hörte die Entwicklung der Eier vollkommen auf. Gleichzeitig stürzten die meisten Pflanzen um, und die Sprossen trieben nun horizontal im Wasser. Bis April findet keine weitere Entwicklung der Eier statt. Sie sind übrigens sehr verschiedenen Lebensbedingungen unter-

worfen. Oft werden die kleinen Teiche im Herbst ganz wasserleer und werden im April wieder bewässert. Die Eier überwintern dann auf dem Trockenen und sind Kältegraden, die oft bis —15° C steigen, ausgesetzt. Andere Teiche füllen sich schnell. Das Wasser steigt über die Eier hinaus. Diese überwintern entweder im Eise eingefroren oder unter demselben. Es scheint, daß die Eier diese sehr verschiedenen Lebensbedingungen alle sehr gut vertragen. Am 26. April wurden zahlreiche *Alisma*-Stengel eingesammelt und in sonnenbeschienene Aquarien eingesetzt. Schon am 4. März, im Laufe von 8 Tagen, wimmelten die Aquarien von Lestesnymphen, Stengel, die ganz trocken gelegt wurden, gaben keine Tiere. Die Eier trockneten vollständig ein. Näher beobachtet sah man, wie die weißen Eihüllen durch die Narben sich heraufschoben und frei ins Wasser hinausragten. In einigen Minuten standen nun die Tiere von den Eihüllen umgeben aufrecht und bewegten sich schwingend auf und nieder; dann barsten die Eihüllen, und langsam krochen sie aus. Gleichzeitig schlugen die Beine aus und mit dem Schwanz wippend sanken sie langsam zu Boden, wo sie sich mit ihren Genossen vereinigten. Die leeren Eihüllen blieben in dem Stengel zurück. In der Natur wurden die ersten weichen Nymphen erst am 31. März gefunden.

Fig. 108.



Ein isoliertes Ei. Vergr. ca. 40/1. W.-L.

Auch *L. dryas* überwintert also als Ei. Dasselbe ist sicherlich auch der Fall mit *L. sponsa*, den ich eierlegend sowohl oberhalb wie unterhalb des Wassers beobachtet habe.

Über die Eiablage verschiedener *Lestes*-Arten haben übrigens viele, besonders *Needham* und *l'Abbé Pierre* interessante Mitteilungen gemacht. So berichtet *Needham* (1900, S. 374; 1903, S. 228), daß die amerikanischen Arten *L. uncata* und *unguiculata* in den Stengel der Blütenstände von *Iris versicolor* (ca. 250 Perforationen auf einem Zoll) Löcher einbohren. Auch hier entwickeln die Eier sich bis zu einem bestimmten Punkte. Dann übersommern sie, bis die Tümpel im Oktober, November bewässert werden. Die Samen der Pflanzen werden nicht reif und die Stengel welken ab.

Über die *Lestes*-Arten Südfrankreichs hat *Pierre* viele Beobachtungen angestellt. Er zeigte, daß mehrere Arten in verholzte Pflanzenteile abgelegt werden. Die Eier werden hoch über dem Wasser angebracht. Untertauchen ist für mehrere dieser Arten, z. B. *L. barbara* (?) nicht nur unnötig, sondern auch schädlich. Wärme und eine sehr feuchte Luft geben die besten Entwicklungsbedingungen. Die Zweige müssen so angebracht werden, daß die kleinen Larven von denselben direkt in das Wasser fallen können. Fallen sie auf die Erde, so sterben sie. *Lestes viridis* hat eine ganz merkwürdige

Entwicklungsgeschichte, die besonders von *Pierre* (1902, S. 1; 1904, S. 477) u. a. untersucht worden ist. Die Eier werden auch hier außerhalb des Wassers in verholzte Pflanzenteile, besonders in Zweige von *Salix cinerea*, doch auch in viele andere Bäume und Sträucher nahe an Teichen eingebohrt (Fig. 109—111). Die Eier veranlassen die Bildung wahrer Gallen, die schon längst den Cecidologen bekannt waren. Die Larve verläßt das Ei als eine Prolarve oder ein Embryon (*Pierre*, 1904, S. 484), die noch in ein Amnion gehüllt ist. In diesem Stadium ist sie, indem sie sich krümmt und wieder ausstreckt, imstande zu springen und braucht

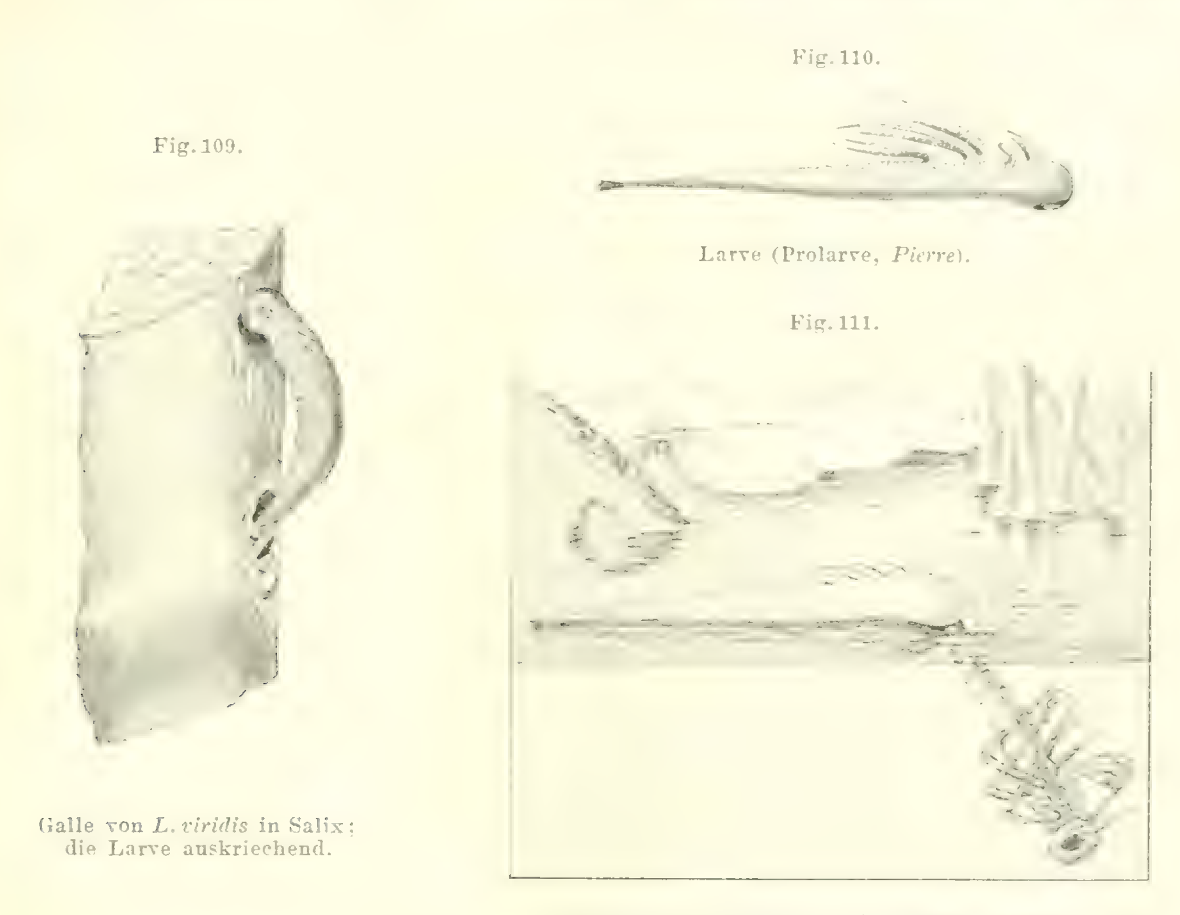


Fig. 109. Galle von *L. viridis* in Salix; die Larve auskriechend.

Fig. 110. Larve (Prolarve, *Pierre*).

Fig. 111. Prolarve auf der Oberfläche des Wassers liegend; die Nymphe auskriechend.

Entwicklung von *Lestes viridis*. Nach *Pierre*.

ihr Sprungvermögen, um auf die Wasseroberfläche zu fallen. Sobald dies erreicht ist, wird die Haut abgeworfen und die Larve wird frei.

II. *B, b. Erytromma najas.* Das schöne Tier mit den großen, glotzenden, scharlachroten Augen lebt außen auf der Vegetation der Teiche und kommt nur des Nachts an die Ufer. Mit dem Anastigmat sieht man die Tiere auf den äußersten Spitzen der Blütenstände der Myriophylleen etc. wagrecht ausgestreckt sitzen. Die Paarung bietet nichts besonderes. Die Eiablage dagegen weist ganz merkwürdige Verhältnisse auf. Aus dem tiefschwarzen Moorwasser einer meiner Versuchsteiche ragen im Juni und Juli die gelben Blüten von *Nuphar* ca. 10 *cm* auf. Zwischen der Blume und dem Wasser findet man die eierlegenden Erytrommen, immer Weibchen von

Männchen begleitet, sitzen. Oft findet man auf demselben Stiel 5—6 Bogenpaare sitzen. Ein schöneres Insektenleben bieten unsere Seen nicht. Die Eiablage beginnt ein wenig unter der Blume. Für jedes im Stiele eingebohrte Ei rückt das Weibchen langsam ein wenig abwärts. Der Bogen des Abdomens wird mehr flach. Der Stachel wird wieder eingebohrt und ein neues Ei eingestochen. Das ganze dauert nur wenige Sekunden. Kann das Weibchen nicht mit dem Abdomen länger reichen, so steigt es von dem Männchen begleitet weiter abwärts. Oft bohrt das Weibchen die Eier in niedlichen Zickzacklinien ein. Wenn es die Oberfläche des Wassers mit der Spitze des Abdomens erreicht hat, steigt es immer weiter und verschwindet zuletzt ganz unter dem Wasser. Die Flügel schlagen aufwärts und werden oft wegen der an ihnen hängenden Luft in dieser Stellung unter Wasser gehalten. Das Männchen, dessen Zange immer um den Prothorax des Weibchens festsitzt, rückt auch, von demselben gezogen, ins Wasser hinein. Bald sind sie beide unter der Oberfläche. Durch dieselbe sieht man nun die zwei Tiere als silberglänzende Girlanden langsam, das Weibchen immer eierlegend abwärts wandern. Die Blütenstiele des Nuphars sind ca. $1^1/_2$ *m* lang: sobald aber das Weibchen eine Tiefe von 1 *dm* erreicht hat, hört es mit der Eiablage auf. Man sieht dann, daß die beiden Tiere sich befreien. Die Luft, die überall die Körper bekleidet, führt sie schnell und sicher aufwärts. Auf einem Stiel habe ich gleichzeitig unter dem Wasser 5 Paare gesehen. 25 Minuten ist die längste Zeit, die ich sie unter Wasser beobachtet habe. Das Männchen macht sich oft ein wenig früher los als das Weibchen. Das Resultat der Eiablage der Erytrommen ist eine vollständige Gallenbildung des Blütenstieles. Die ganze Oberfläche, von den anfangs gelben Eiern bedeckt, bekommt ein schwammiges Aussehen, und der Stiel wird dicker. Am 15. Juli wurden die Eier in den Aquarien ausgebrütet und wahrscheinlich gleichzeitig in der Natur. Eiablage auch in Potamogeton und Myriophyllum ist mehrmals beobachtet. Auf den unterseeischen Myriophyllumrasen konnte ich die Luftschicht, die die Tiere umgibt, näher studieren. Man sieht hier die Tiere ganz von Luft umhüllt, am meisten Männchen und Weibchen zusammen, auf den Pflanzen herumspazieren. Die Bewegung ist außerordentlich langsam, äußerst träge rühren sie die Beine. Sie sind immer vollständig trocken. Die Flügel sind hier abwärts gerichtet, und große Luftquantitäten haften um den Thorax und zwischen den Flügeln und dem Abdomen. Kriechen sie aufwärts, so verwandeln sie sich momentan in äußerst lebhafte Lufttiere. Es ist augenscheinlich die Luft um den Körper, die hemmend auf die Bewegungen wirkt. Während der Eiablage ist die Bewegung beinahe immer nach rückwärts gerichtet. Das Männchen wird von dem Weibchen mitgeschleppt. Es war äußerst interessant, zu sehen, wie die Spitze des Abdomens als Fühlorgan tastend und prüfend gebraucht wurde.

Vom Boot aus wurden, ohne daß die Tiere in Berührung mit Luft kamen, größere Bechergläser über sie gesetzt, um sie mit der Lupe genau zu beobachten. Es zeigte sich, daß das Männchen nach einem Luftab-

schluß von ca. $^1/_2$ Stunde tot war. Das Weibchen dagegen, das um 3 Uhr 45 Minuten in das Glas eingebracht war, wurde um 4 Uhr 30 Minuten sehr träge. Es wurde dann, immer ohne Luftzufuhr, in das Laboratorium gebracht. Um 6 Uhr hörten alle Bewegungen auf. Um $7^1/_2$ Uhr wurde es herausgenommen. Nach wenigen Minuten lebte es auf und flog gegen das Fenster. Es war noch am nächsten Tag ganz lebendig.

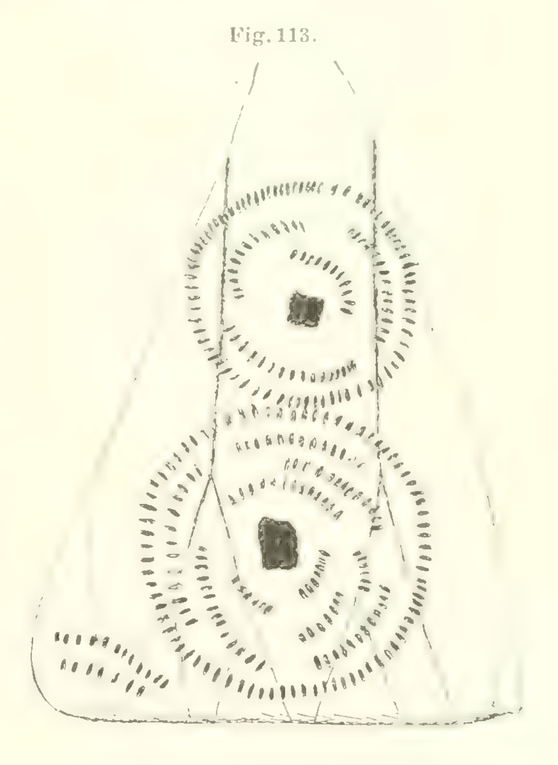
Fig. 112.



Pyrrhosoma nymphula eierlegend in einem Blatt von Potamogeton. Vergr. $^1/_1$. Nach *Lucas*.

Mehrmals gelang es mir, die Tiere pr. collum überzuführen, ohne daß sie von einander gingen. Es zeigte sich dann, daß der Thorax des Weibchens von einer großen, vertikal langgestreckten Luftkugel umgeben war. Diese Kugel erstreckte sich vom Thorax ein Stück aufwärts über die Spitze des männlichen Abdomens. In dieser Kugel mündeten die großen Thorakalspirakeln des Weibchens ein. Indem das Männchen sich nun plötzlich losmachte, stiegen gleichzeitig Luftblasen aufwärts. Die große Luftmasse um den Thorax des Weibchens war gleichzeitig kleiner geworden und nun horizontal langgestreckt. Die Luft um den Thorax war ferner in der Weise angeordnet, daß man in der Mitte einen schwarzen, luftfreien, von Luftkanälen umgebenen Fleck fand. Dieser Fleck war derjenige, an dem das Abdomen des Männchens befestigt war. Es zeigte eine eigentümliche Struktur und war ganz nackt.

Fig. 113.



Ein Stück von einem Nymphaeaceenblatt: die zwei Löcher rühren von Donacien her; durch diese hat das Weibchen von *Agrion pulchellum* sein Abdomen gestochen und seine Eier konzentrisch um die Löcher angebracht. Vergr. $^1/_1$. *W.-L.*

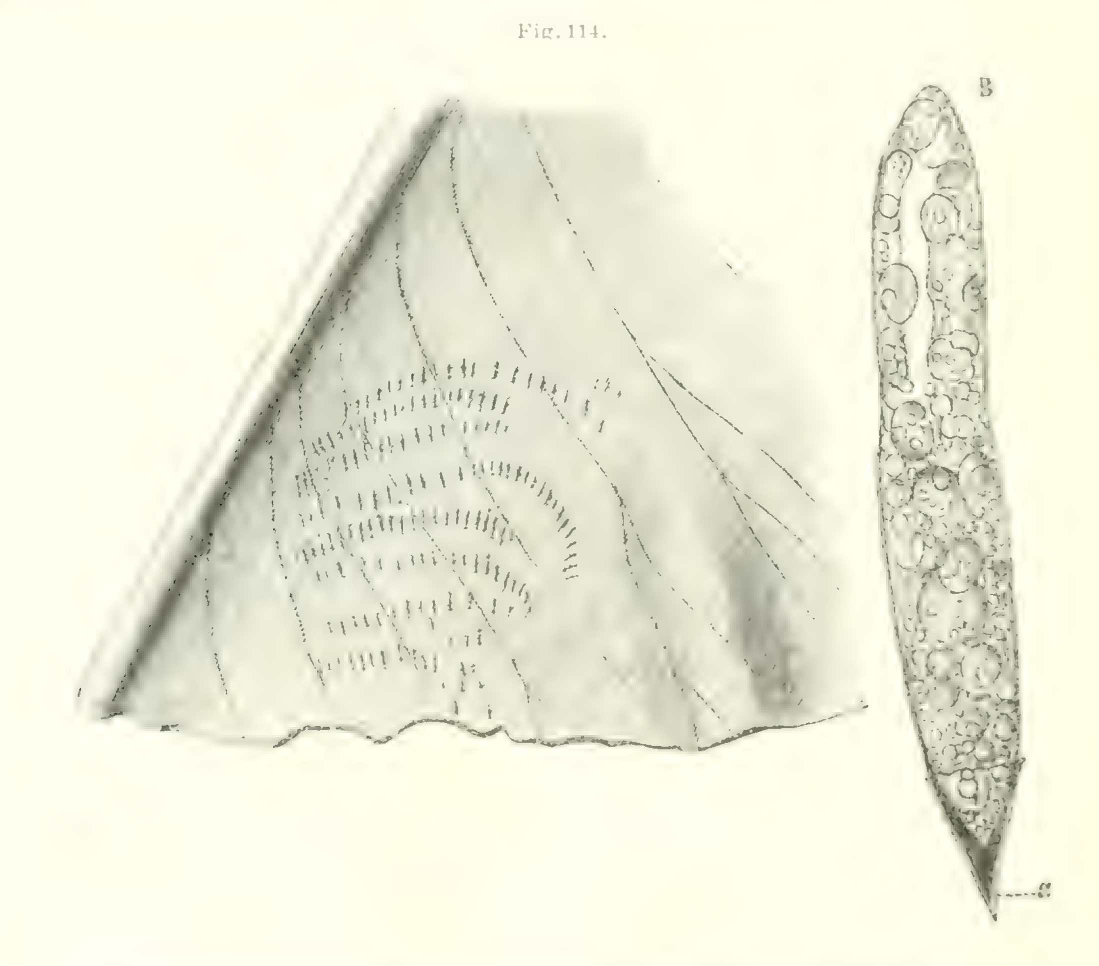
Von diesen Beobachtungen ausgehend, bin ich geneigt, zu glauben, daß das Männchen während der Eiablage unter Wasser in der Weise für das Weibchen von Bedeutung ist, daß die Luftkugel um den Thorax bei seiner Anwesenheit vergrößert wird. Es ist daher nicht ganz ausgeschlossen,

daß das Männchen in dieser Weise respiratorische Bedeutung für das Weibchen hat.

Zahlreiche andere Beobachter haben sowohl *Erytromma* wie auch viele andere Zygopteriden eierlegend unter Wasser gesehen. *v. Siebolds* alte schöne Beobachtung ist daher oft bestätigt worden. Die meisten Forscher haben sich jedoch darauf beschränkt, das Phänomen zu konstatieren, ohne es näher zu studieren.

II. *Bab.* Sehr viele Zygopteriden setzen sich, wie die *Aeschna*-Arten, auf die auf der Oberfläche sich befindenden Pflanzen. Sie sind beinahe immer

Fig. 114.



Nymphaeaceenblatt mit Zygopterideneiern. Vergr. $^1/_1$. Rechts ein Ei, Vergr. 65. Nach *Lampert.*

von dem Männchen begleitet. Die Pärchen fliegen mit einander pr. collum von Blatt zu Blatt (Fig. 112). Das Weibchen kriecht an den Rand des Blattes, steckt das Abdomen in das Wasser, biegt es aufwärts und bohrt seine Eier in die Unterseite des Blattes ein. Eine ganz eigentümliche Modifikation dieses Eiablagemodus findet man bei *Agrion pulchellum.*

Die Nymphaeaceenblätter tragen oft Löcher, die von *Donacia crassipes* gebohrt sind. Auf solchen Blättern sieht man häufig ein Pärchen von *A. pulchellum* sitzen. Das Weibchen hat das Abdomen durch das Loch versenkt. Man sieht, wie es, während das Männchen auf dem Blatt mitfolgen muß, das Abdomen kreisförmig in dem Loch bewegt. Nur die Spitze des

weiblichen Abdomens ist durch das Loch gesteckt. Ein wenig später sieht man, daß es in seiner halben Länge versenkt ist, und daß die Tiere sich wieder konzentrisch um das Loch drehen. Wieder etwas später ist das ganze Abdomen durch das Loch gesteckt, und oft ragen nur eben die Flügel und die vorderen Brustringe mit dem Kopfe über dem Rande des Blattes hervor. Über eine halbe Stunde kann dasselbe Paar sich über demselben Loch halten. Dann fliegt es zu einem anderen. Gleichzeitig beobachtet man, wie das Männchen das Weibchen so einstellt, daß es ihm möglich wird, die Abdominalspitze durch das Loch zu stecken. Augenscheinlich ist die Spitze des Abdomens bei dem Weibchen auch hier ein wahres Tastorgan, womit die Oberfläche tastend abgesucht wird.

Wendet man nun das Blatt um (Fig. 113—114), so erstaunt man, wenn man das schöne Werk der Tiere sieht. Konzentrisch um das Loch hat das Weibchen drei Kreise von Eiern korrespondierend mit den oben hervorgehobenen drei verschiedenen Krümmungsgraden des Abdomens gelegt. Der Abstand zwischen den Eiern ist ein recht konstanter und muß abgemessen werden. Weil der Abstand zwischen den Styli mit dem der Eier übereinstimmt, vermute ich, daß diese den Meßapparat repräsentieren.

5. Hemiptera.

Zwischen den Wasserwanzen findet man viele auch den Laien wohlbekannte Insekten. Die meisten Leute wissen, wie ein Rückenschwimmer, ein Teichläufer oder eine Skorpionwanze aussieht. Viele spielen für Fischkulturen teils in der alten, teils in der neuen Welt eine große Rolle. Man dürfte daher glauben, daß man über die ganz allgemeinen biologischen Erscheinungen, wie Überwinterung, Generationenanzahl im Jahre, Eiablage usw. gut unterrichtet sei.

Dem ist aber ganz und gar nicht so. Aus *Kuhlgatz'* schöner Bearbeitung in: „Süßwasserfauna Deutschlands" geht dies deutlich genug hervor. Schon lange habe ich biologische Beobachtungen über diese Tiere gesammelt und ein großes Material zusammengebracht. Hiervon rühren sehr viele von den in dem Folgenden mitgeteilten Beobachtungen her.

Über die kleinen *Hebrus*-Arten liegen noch keine Beobachtungen vor.

Das Genus *Limnobates* überwintert oberhalb des Wassers im feuchten Moos, zwischen Pflanzendetritus des Ufers der Teiche, wo das Tier im Winter eingefroren gefunden werden kann. Die erste Märzsonne, die die südexponierten Ufer der Teiche erwärmt, weckt diese schlummernden trägen, phasmidenähnlichen Gestalten zum Leben. Solche Ufer können im April von Tausenden dieser Tiere wimmeln. Sobald man sich nähert, steuert das ganze Heer von dem Ufer über die Wasseroberfläche auswärts. Alle, teils Weibchen, teils Männchen, sind voll entwickelt. Im Mai und Juni findet bei uns die Paarung statt, und die früher so schlanken, überall tiefblau aussehenden Weibchen schwellen nun stark an. Die Seiten, von zahllosen Eiern strotzend, zeichnen sich weiß ab. Gleichzeitig fand ich besonders

auf *Ceratophyllum*, da, wo die Spitzen der Blätter die Oberfläche eben erreichten, mehrmals ganz eigentümliche Eier (Fig. 115). Sie waren mit einer saugnapfähnlichen Bildung dem Blatt angeheftet und mit einem Stiel versehen. Die Eischale war vorn und hinten hyalin, mit einer eigentümlichen Struktur von schrägen Querstreifen, die in der Mitte zusammenstoßen, ausgestattet. Der Teil der Eischale, der das Ei umhüllte, war längsgestreift und die Längsstreifen wellenförmig gebogen. Es gelang mir nicht, das Ei in den Aquarien zur Entwicklung zu bringen. Kurz nachher bekam ich eine Arbeit von *Brocher* (1911, S. 2) über parasitische Süßwasserhymenopteren und fand hierin ein Ei abgebildet, das gut mit dem meinen übereinstimmte und woven *Limnobates* ausgebrütet war. Später fand ich bei Dissection dieselben Eier in den *Limnobates*-Weibchen und auch im Jahre 1912 wieder vereinzelt auf den Pflanzen sitzend. Die Saugscheibe ist ein Teil der Eischale. Sie findet sich schon auf dem Ei, das man aus dem Weibchen herauspräpariert. Sie ist merkwürdig klebrig und befestigte noch drei Jahre, nachdem das Ei in Alkohol konserviert worden war, augenblicklich das Ei vertikal an dem Objektglas. Die Ufer der Teiche wimmeln im Juni und Juli von *Limnobates*. Im Oktober wurden nur erwachsene Tiere gefunden. Bei uns gibt es wahrscheinlich nur eine Generation.

Fig. 115.



Ei von *Limnobates stagnorum* auf Pflanzen fixiert. Nach *Brocher*.

Das Genus *Velia* findet sich bekanntlich auf fließendem Wasser, beschatteten Quellen, Waldbächen etc. Bei *Velia*, wie auch bei recht vielen anderen Hydrometriden, hat es sich gezeigt, daß die Arten dimorph sind, indem sie zwei Formen, eine kurzflüglige und eine langflüglige, besitzen. Gleichzeitig treten Verschiedenheiten im Bau des Thorax auf. Es scheint nicht, daß diese eigentümlichen Verhältnisse in irgend einer Beziehung zu der Fortpflanzung stehen. In einigen Ländern sind die kurzflügligen, in anderen die langflügligen die häufigsten. Es scheint im ganzen, als ob die kurzflügligen im Norden dominieren, und daß die langflügligen hier entweder selten sind oder gar nicht vorkommen. Die langflüglige Form von *Velia currens* tritt erst in Mitteleuropa auf, die von *Limnobates* ist bei uns selten.

Velia currens überwintert als Imago im Moose, die die Steine bedecken. Im Frühjahr habe ich oft die Paarung beobachtet, aber leider nicht Eiablage. *Brocher* (1911, S. 3) hat diese in Gefangenschaft gefunden. „Les Vélies cachent leurs oeufs en amas sans ordre, sur la végétation émergée du rivage, passablement au-dessus du niveau de l'eau.“ Im August und

September sammeln die jungen Tiere sich oft in ungeheuren Mengen in den stillen Buchten der Bäche. Sie sind alle, ehe der Winter kommt, voll entwickelt. Im Frühjahr ist das Tier bei uns nicht in größeren Mengen vorhanden. Ich habe dann nur vollentwickelte Tiere gesehen.

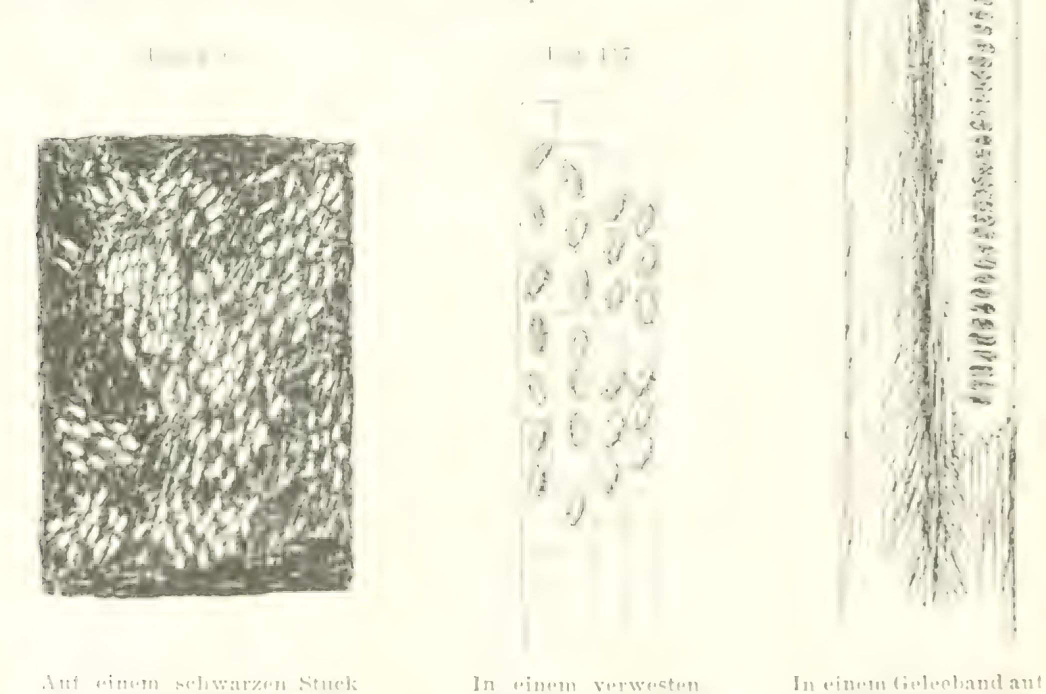
Selbst über die Lebensweise unserer gemeinen Wasserläufer *(Gerris)* sind wir nur schlecht unterrichtet. Wahrscheinlich überwintern sie nur als Imagines und immer auf dem Lande, im allgemeinen nahe am Ufer im Detritus verwelkter Teichvegetation etc. Sie verhalten sich im Winter ganz so, als ob sie tot wären. Im Oktober findet man bei uns nur Larven, und Paarung wird nicht beobachtet. Sie sammeln sich dann auf den südexponierten Ufern der Teiche und steuern selten auf den Wasserspiegel hinaus. Nach der Überwinterung findet man sie vom Mai bis September auf der Oberfläche laufend.

Die Männchen sitzen auf dem Rücken der Weibchen, dann und wann hüpfen sie ab, um Beute zu fangen oder, wenn eine Gefahr ihnen droht. Schnell steigen sie dann wieder auf die Weibchen hinauf. *Bueno* (1910, pag. 176) hat folgende interessante Beobachtungen über die Paarung von *Microvelia Americana* mitteilen können: „When the male in its wanderings ran across the female, he stood still behind her for an instand, taking aim as it were, and then started suddenly, running swiftly onto her back. When up, he held on by the front and hind legs, the tibiæ of the first pair bent under and holding on to the shoulders of his mate. The hind pair were held with the femora at right angles to the body, the tibiæ bent under, the extremities being under the edge of the female's abdomen, with the tarsi seemingly hanging limply down. The middle legs were held out from the body, the tarsi held up from the surface of the water, the object of this apparently being to aid in balancing the male on his precarious perch. While in this position the male positively quivered, the antennæ and the middle legs actually vibrating with the intensity of his passion. The genitalia (but obscurely seen from above) were bent toward those of the female, where they could be seen vibrating. The female, of course, remained passive during the act. Three days later, that is to say, five days after reaching maturity, this bred female was quite swollen with ova."

Die Eier werden in zweierlei Weise abgelegt: Einige, und soweit ich vorläufig weiß, die größeren Arten, legen die Eier in oft ca. $^1/_2$ *dm* langen Geleebändern ab. Diese werden den Rändern der Potamogetonblätter etc. angeklebt. Diese hyalinen Bänder können ca. 50 erst weiße, später braune Eier, die alle denselben Abstand von einander haben, enthalten. Andere Arten, und vermutlich die kleineren, scheren entweder eine kleine Furche auf der Unterseite der Blätter und bringen in diese reihenweise die Eier an, oder bohren die Eier ganz willkürlich in sehr verschiedenes, meistens halbverwelktes Pflanzenmaterial ein (Fig. 116, 117, 118). Besonders häufig habe ich solche Hydrometrideneier in horizontal liegenden jahresalten Blättern von *Typha Sparganium* oder in sonnenbeschienenen *Spirogyra*-Watten etc. gefunden. In Aquarien ausgebrütet, gaben sie Schwärme von Hydrometriden. In alten,

pflanzenleeren Mooren waren alte auf der Oberfläche fließende schwarze Holzblöcke buchstäblich von gelben Hydrometrideneiern bedeckt. Wahrscheinlich kann von den kleineren Arten dieselbe Art die Eier auf sehr verschiedenes Material absetzen. Ob dieselbe Art sowohl ihre Eier außerhalb der Pflanzen anklebt, als auch in das Pflanzengewebe einbohrt, wissen wir noch nicht. Sicherlich haben auch hier im Lande die meisten Arten mehr als eine Generation. Ähnliche Beobachtungen hat auch *Bueno* (1911. S. 243) bei amerikanischen Gerriden gemacht. Die Eier von *Microvelia* „are embedded in a colourless waterproof jelly and supposed to be deposited on rock and stones just above the surface of the water" (*Bueno*, 1910. pag. 182).

Die Fam. *Nepidae* wird hauptsächlich von den zwei weitverbreiteten Genera: *Nepa* und *Ranatra* repräsentiert. Beide überwintern wenigstens hier im Lande nur als Imagines, wahrscheinlich hauptsächlich außerhalb des Wassers. Besonders im Spätherbst findet



Auf einem schwarzen Stück Holz angebracht. — In einem verwesten Blatt eingestochen. — In einem Geleeband auf einem Blatt angeklebt.

Eier von verschiedenen *Gerris*-Arten; alle Stücke sind in der Natur gefunden und die Eier in Aquarien ausgebrütet. Vergr. $^1/_1$. W.-L.

man an den Ufern unserer größeren Seen die *Nepa* zu Tausenden zusammen unter den Steinen liegend. Hier überwintern sie; in milden Wintern langsam herumkriechend, in kalten in Detritus und unter Steinen wie tot, oft zwischen Eisnadeln liegend. Die Metamorphose ist im September beendet. Vom September bis Mai wird keine Paarung beobachtet. Dann findet man im Mai die Tiere überall in Paarung. Die viel kleineren Männchen sitzen auf dem Rücken der Weibchen. Die Spitze des Abdomens ist seitwärts und unter das Weibchen gedreht.

Die *Nepa* legen wahrscheinlich ihre Eier nur in der Nacht ab. Nie ist es mir gelungen, eine eierlegende Nepa zu sehen. Die Eier sind wohl-

bekannt und sehr schön. Sie sind mit sieben polständigen, fadenförmigen Endfäden versehen. Diese sind beinahe ebenso lang, wie das Ei selbst. Seziert man ein Weibchen im Mai, so strotzt das Abdomen von den großen Eiern. Die Endfäden, die rötlich sind, liegen dann dicht zusammengedrängt in Verlängerung der Hauptachse des Eis. Bei uns werden die Eier zirka vom 15. Mai bis 15. Juli abgelegt. Sie finden sich in morschen Pflanzenteilen, alten Blättern von *Stratiotes, Typha* etc. angebracht. Oft kann man in den grünen, auf der Oberfläche schwimmenden Polstern von Grünalgen kleine Inseln von *Nepa*-Eiern sehen. Jede enthält ca. 15—20 Eier und auf einer quadratmetergroßen Algenmatte habe ich oft 30—40 solcher Inseln gefunden. Die Eier selbst liegen immer vom Wasser ganz umgeben. Die Algenmatten und Moospolster werden bis an die Oberfläche mit Wasser durchtränkt. Nur die Endfäden ragen immer über das Wasser hinaus und sind in der Natur kranzförmig ausgeschlagen (Fig. 119, 120). Sie schlagen sich sozusagen auf dem Wasser nieder und verhindern, daß dieses bis zum Zentrum des Kranzes verdringt. Das Zentrum liegt immer trocken; durch diese Fäden entstehen also schalenförmige Vertiefungen in dem Wasserspiegel.

Fig. 119.



Eier von *Nepa cinerea*, in Moospflanzen eingestochen. *W.-L.*

Fig. 120.



Nepa-Ei. Vergr. $^{12}/_1$. Nach *Kuhlgatz.*

Im Juni und Juli schlüpfen die Jungen aus. Dann wimmeln die Ufer unserer Teiche, besonders solche mit lehmigem Boden, von den grauschwarzen Larven. Sie liegen, wie so oft auch die alten, ganz im Schlamm begraben. Nur die Klauen ragen hinaus und ergreifen umherlaufende Beute. Hier im Lande hat *Nepa* nur eine Generation.

Die ganz eigentümlichen Schweifwanzen *Ranatra* mit der Hauptart *R. linearis* sind äußerst träge Tiere, die vielleicht nur des Nachts ein wenig lebhaft sind. *R. l.* überwintert nur als Imago. Einmal habe ich sie schwimmend unter dem Eise getroffen und muß daher vermuten, daß sie im Wasser wenigstens überwintern kann. Paarung habe ich nie beobachtet. Eiablage in den früheren Morgenstunden dagegen mehrmals (siehe auch *Enock*, 1900, S. 161).

Das Weibchen sitzt auf einem horizontal auf der Oberfläche fließenden, morschen Pflanzenteil, z. B. einem jahresalten *Typha*-Blatt. Der lange Sipho ist der Pflanze eng angedrückt, der übrige Körper aber schräg aufwärts gerichtet; die zwei mittleren Beinpaare dem Blatt angedrückt, das erste Beinpaar dagegen schräg vorwärts in der Längsachse des übrigen Körpers gerichtet. Der Ovipositor wird dann in die weichen Pflanzen-

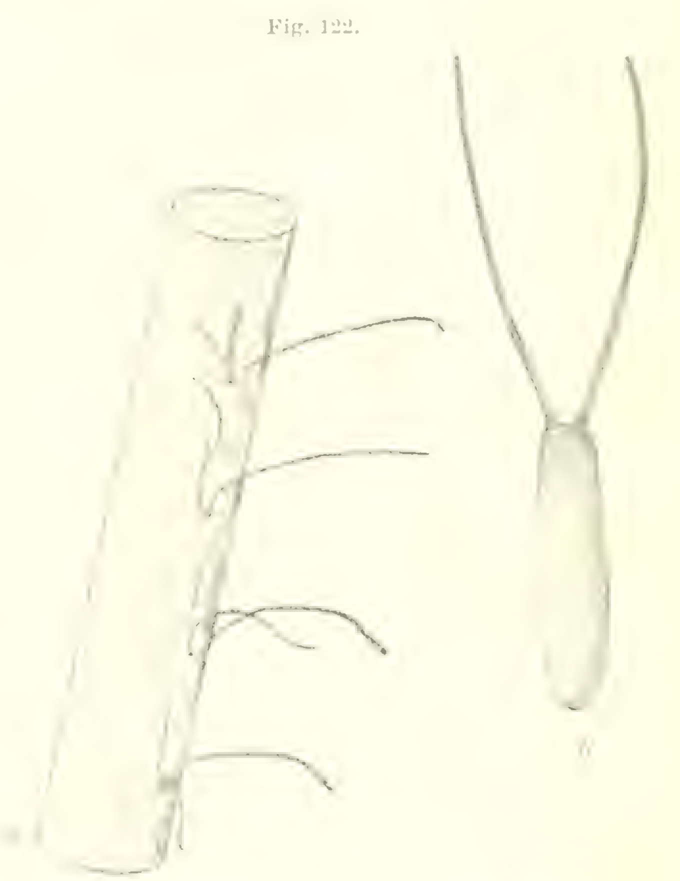
teile eingeführt, ein kleines Loch gemacht und dann, indem das Tier sich ein wenig aufrichtete, ein Ei in das Loch eingesteckt. Die wohlbekannten, großen Eier tragen im Gegensatz zu dem Nepa-Ei nur zwei Filamente. Diese, die ebenso lang wie die Eier sind, liegen in dem Körper des Weibchens zusammengepreßt und in Verlängerung der Longitudinalachse des Eis. Sobald aber die Eier in das Pflanzengewebe eingeführt sind, schlagen die Fäden weit auseinander. Indem nun das Weibchen die Eier reihenweise anbringt, entstehen also lange Reihen von weißen Fäden, die alle schräg und alle parallel miteinander stehen. Im Juni und Juli kann man, besonders in

Fig. 121.



Eier in Pflanzen angebracht. Vergr. 1/1. Nach *Korschelt*.

Fig. 122.



a Ei von *Ranatra linearis* in flottierendem Rohrstengel eingestochen. — *b* Isoliertes Ei. Vergr. 25/1. Nach *Kuhlgatz*.

den lauen Buchten südexponierter Seiten der Moore, überall diese schönen Eierreihen sehen (Fig. 121, 122). Sie werden immer in morschen Pflanzenteilen angebracht und sind wie die Nepa-Eier immer vom Wasser ganz umgeben, nur die Fäden ragen frei in die Luft hervor. Mehrmals habe ich doch auch die Eier in ziemlich hartem Treibholze gefunden und hier so zahlreich, daß dieses beinahe zottig aussah. Die ältere Literatur über *Ranatra*-Eier ist bei *Bueno* (1906, pag. 248) erwähnt.

Mitte Juni kommen die Larven hervor. Ich habe sie durch 4 Häutungen genau verfolgt. Bei uns wachsen sie recht langsam und befinden sich noch Mitte September in dem letzten Larvenstadium.

Mehr als eine Generation hier im Lande hat die Schweifwanze sicherlich nicht.

Es sind *Leuckhardt* (1855, S. 161) und *Korschelt* (1887, S. 331 und 1887, S. 221), die uns die Bedeutung der Eierfäden bei *Nepa* und *Ranatra* gezeigt haben. Besonders hat der Letztgenannte den Bau der Eischale und die Bildung der Fäden genau studiert. Die Fäden sowie auch das Chorium des Eis sind porös. „Die ganze Einrichtung der Eistrahlen deutet nun darauf hin, daß sie die Funktion haben, dem sich entwickelnden Ei Luft zuzuführen . . . . . Das Ei ist von einer Luftschicht umgeben, welche

sich bei Verbrauch von Sauerstoff von oben her wieder erneuern kann, auch wenn das Ei von dem wasserdurchtränkten Gewebe des Blattstieles eng umschlossen ist" (*Korschelt*, 1887, S. 332).

Aus meinen Beobachtungen in der Natur möchte ich schließen, daß die Fäden auch die Bedeutung haben, zu verhindern, daß das Wasser die Mikropyle berührt (siehe oben). Weil ich besonders an trocken gelegten *Nepa*-Eiern oft fand, daß die Fäden stabförmig zusammengefaltet waren, glaubte ich, daß sie hygroskopisch waren. Versuche wurden daher angestellt, doch sah ich nie, daß kranzförmig ausgebreitete Fäden, weil die Eier trocken gelegt wurden, ausschlugen; auch nicht, daß die zusammengelegten Fäden ausschlugen, weil sie befeuchtet wurden. Es scheint, daß sie nur unmittelbar, nachdem die Eier angebracht worden sind, beweglich sind. Später erstarren sie zu harten, steifen Fäden.

Es darf hervorgehoben werden, daß ähnliche Strukturverhältnisse in der Eischale von *Notonecta* und *Corixa*, trotzdem sie ebenso naß liegen wie die Eier von Nepa und Notonecta, hier nicht zu finden sind; Eifäden fehlen ganz.

Naucoridae. Besonders auf dem Boden fließender Gewässer leben die in vielen Beziehungen merkwürdigen *Aphelocheirus*-Arten, über deren Biologie wir erst durch *Ussings* Arbeit nähere Angaben bekommen haben.

Sie scheinen ihr ganzes Leben auf dem Boden zuzubringen. Wie sie atmen, wissen wir nicht.

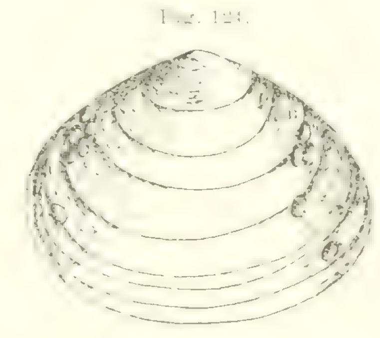
A. montandoni, der in Gudenaa (Jütland) von *Ussing* (1910, S. 115) untersucht ist, überwintert teils als Imago, teils als Larve; Paarung ist nicht beobachtet, dagegen fand *Ussing* die Eier, deren Schale eine eigentümliche Wabenstruktur hat, auf den Schalen von *Tellina baltica*, *Cardium* und *Scrobicularia* und anderen alten marinen Mollusken, die von der Littorinazeit in dem Flußboden noch lagen. Die Eier wurden in Aquarien ausgebrütet und gaben *Aphelocheirus*-Larven (Fig. 123—124).

Fig. 124.



Isoliertes Ei. Vergr. zirka 30. *W.-L.*

Fig. 123.



Eier von *Aphelocheirus montandoni* auf Tellina calcarea. Vergr. 1/1. *W.-L.*

Die wegen ihres auch für uns Menschen sehr unangenehmen, giftigen Stiches mit Grund gefürchtete Schwimmwanze *Naucoris cimicoides* ist ein anatomisch wie auch biologisch nur wenig untersuchtes Tier. Hier im Lande überwintert die Wanze nur als Imago und, so viel ich weiß, immer im Wasser und wahrscheinlich im Schlamm begraben.

Im April und Mai finden die Tiere sich scharenweise an den südexponierten Seiten der Teiche. Gleichzeitig findet die Paarung statt. Das kleine Männchen sitzt auf der Rückenseite des Weibchens. Immer aber sitzt es etwas schräg. Das Abdomen ist während der Paarung schräg nach links geführt.

Kuhlgatz (1909, S. 76) gibt an, daß „die Eier in größerer Zahl in neben einander gelagerten Reihen nach Art eines flachen Kuchens angeordnet an Blätter von Wasserpflanzen angeheftet werden". Das Ei ist wegen seines schief abgestutzten Endes sehr leicht erkennbar. Vergebens habe ich diese Kuchen gesucht. Im Mai wurde ein Aquarium, das zahlreiche Wasserpflanzen enthielt, mit ca. 20 Weibchen von *N. cimicoides* besetzt. Die Tiere begannen bald ihr Brutgeschäft. Ganz in eine Luftblase eingehüllt, bewegt sich das Abdomen, nachdem das Tier sich an einer Pflanze festgesetzt hat, auf und nieder. Der Stachel tritt hervor, ein Loch entsteht und ein Ei wird in das Pflanzengewebe versenkt. Das abgestutzte Ende des Eis wurde immer in der Weise angebracht, daß es ganz mit der Oberfläche des Pflanzenstengels zusammenfällt. Ich glaube, daß es in der Natur vollständig unmöglich wäre, diese Eier zu finden; kein Loch verrät ihr Dasein; nur wenn man die Stengel gegen das Licht hält, kann man sie sehen (Fig. 125). Blattstiele von *Ranunculus flammula* und Blätter von *Stratiotes* wurden bevorzugt. Im Mai 1895 fand ich in einem Moore nahe bei Frederiksboorg ein Stück altes Phragmitesblatt. Indem ich die Oberseite ablöste, zeigte es sich, daß zahlreiche Eier in den Lufträumen des Blattes abgesetzt waren; diese Eier konnte ich damals nicht näher bestimmen. Später als die *Naucoris* in meinen Aquarien die Eier abgelegt hatten, zeigte es sich, daß diese mit denen in dem Phragmitesblatt vollkommen identisch waren. Das Tier hatte in jedem Luftraum ein Ei abgelegt und immer waren die Eier in der Weise geordnet, daß der schräg abgestutzte Pol das Loch in der Oberhaut des Blattes abschloß; das Ei ragte nicht aus dem Blatt heraus und es war beinahe unmöglich zu sehen, daß das Blatt Eier enthielt. Es ist hiermit festgestellt, daß *Naucoris cimicoides* auch in der Natur die Eier in alte Pflanzenteile einbohrt. Woher *Kuhlgatz'* Angaben herrühren, weiß ich nicht. Sie geben sicherlich nicht die normale Eiablage an. Es ist auch höchst unwahrscheinlich, daß ein Tier, zumal mit einem so gut entwickelten Ovipositor ausgestattet, seine Eier auf Pflanzen ablegen solle. Nach *Kuhlgatz* soll bei *N. maculatus* die Fläche der Eikapsel mit rundmaschigem Netzwerk versehen sein. Auch *Régimbart* (1875, S. 204) gibt an, daß *Naucoris* die Eier einbohrt.

Fig. 125.



Eier von *Naucoris cimicoides* in Blattstielen von *Potamogeton* eingestochen. Vergr. 2. *W.-L.*

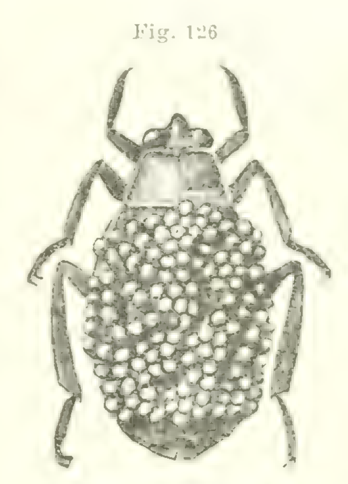
Mitte Mai schlüpften die Larven aus. Sie haben 4 oder 5 Häutungen, noch am 31. Juli findet man die Larven in dem letzten Häutungsstadium und am 4. August fand ich in einem meiner Versuchsteiche zahllose Larvenhäute. Vom September an trifft man nur vollentwickelte Tiere.

Das amerikanische Genus *Pelocorys* soll nach *Bueno* (1903, S. 168) die Eier an Pflanzen kleben.

Die *Belostomiden* sind eine besonders auf die Tropen beschränkte Familie. Sie gehen jedoch auch ziemlich hoch nach Nordamerika hinauf und finden sich mit einigen Arten in Südeuropa vertreten.

Die Familie, die einige der größten Insekten enthält, soll für die Fischzucht sehr schädlich sein. Mehrere hierhergehörige Arten setzen ihre Eier auf fremdem Material ab. Schon lange hat man aber gewußt, daß die meisten selbst ihre Eier mit sich tragen. Man findet den Rücken mit einer ganzen Schicht vertikal angebrachter, in regelmäßigen Reihen geordneter Eier bedeckt (Fig. 126). Früher glaubte man, besonders wegen *Dimmocks* (1886, S. 67) Beobachtungen, daß die eiertragenden Tiere Weibchen waren. Schon 1895 hat *E. Schmidt* es sehr wahrscheinlich gemacht, daß es die Männchen sind, die die Eier tragen müssen, und endlich hat im Jahre 1899 *Slater* gezeigt, daß die letztere Annahme die richtige ist. Das Männchen ist ein wenig kleiner als das Weibchen. Die eierlegende Periode dauert vom Juni bis August. Die Anzahl der Eier ist nicht groß (75—85). Im ganzen sind die Tiere sehr lebhaft. Die eiertragenden Männchen aber sind äußerst träge. Sie sitzen nahe an der Oberfläche, nur mit der Spitze des Abdomens oberhalb des Wassers. Weil die Flügel ganz mit Eiern bedeckt sind, können sie nicht fliegen und nicht den Teich verlassen. Man sieht, daß das Männchen oft die Eier mit den Beinen putzt, es scheint, als ob es sich nicht freiwillig als Lastträger benutzen läßt. Das Weibchen muß mit dem Männchen kämpfen.

Fig. 126



Eine Belostomide *Serphus* sp. ♂ mit Eiern auf dem Rücken. Vergr. 1/1. Nach *Kellog*.

Slater (1899, S. 934) sah, wie ein Weibchen in 5 Stunden (von 7 bis 12) vergebens versuchte, das Männchen zu fangen. Den nächsten Morgen 6 Uhr war das ganze Abdomen und die Hälfte des Thorax mit Eiern bedeckt. Die, welche nahe dem Kopfe saßen, waren ganz gelb und zeigten dadurch deutlich, daß der Kampf eben abgeschlossen war. Die Eier waren in regulären diagonalen Reihen abgesetzt.

Bueno (1910, S. 189) hat *Slaters* Beobachtungen in folgender Weise ergänzen können: „I have observed the process several times in my aquaria, although not from the very beginning. The female places herself on top of the male, her thorax extending outward and her legs hooked under him; now, starting somewhere near the middle and sidling along every little while, she works her way around him as she fastens her eggs on his back by means of the waterproof glue secreted for that purpose. The male all the while hangs from the surface, back up, with his legs curled up under him, bravely bearing up under his burden. The egg-bearing male, however, like others of the same sex, dislikes exceedingly this forced servitude, and does all he can to rid himself of his burden. From time to time he passes his third pair of legs over the dorsum, apparently in an endeavour to accomplish his purpose. In general, however,

he keeps to his position at the surface, and every now and then moves up and down quite rapidly with a peculiar springy motion. If he is not able to get rid of it, as sometimes happens, he carries his burden till in due time, some ten days or so, all the little ones are emerged, when he at last frees himself from it. This egg-bearing of the male, I imagine, is for the purpose of protecting the ova from the voracious appetites of the adults. I have observed males that succeeded in casting off the unhatched ova seize them and greedily suck them. The females, also, are not free from this vice. A peculiar fact in connection with the phenomena of oviposition is that copulation takes place while the function is being performed, the female interrupting her labours to approach the male. As development progresses, the ovum swells and lengthens. In emerging, the young nymph escapes through a lid at the top of the egg, and when all, or at least the greater part, of the ova are empty, the male casts off the entire mass of shells, and goes about his business. The same female may again burden him, and so far as aquarium observations go, she deposits several batches of eggs, averaging from 25 to 125[5] each, so she may become the mother of a progeny running into the hundreds."

Selbst über die doch so wohlbekannten Rückenschwimmer *(Notonectidae)* war es bis 1911 nicht möglich, in der Literatur genaue Angaben über die Biologie zu erhalten. Von den 4 europäischen Hauptarten: *N. lutea, glauca, maculata* und *viridis* liegen nur genaue Beobachtungen über die zwei erstgenannten vor. Diese verhalten sich hier im Lande biologisch ganz verschieden.

Die Eiablage von N. glauca ist kürzlich von *Régimbart* (1875, S. 201) erwähnt worden. Seine Beobachtungen stimmen ganz gut mit den meinigen, nur werden die Eier immer ganz im Gewebe eingebohrt und nicht, wie *Régimbart* angibt, nur halb. Das Tier überwintert als Imago unter dem Eise. Schon in März und April findet die Eiablage statt. Das Männchen sitzt auf dem Rücken des Weibchens, aber links gedreht und die letzten Abdominalsegmente während der Paarung stark verdreht. Unmittelbar nachher beginnt die Eiablage. Wie schon *Delcourt* (1909, S. 389) bemerkt, legen die Tiere ihre Eier nicht in bestimmte Pflanzen ab. Sie ziehen, so viel ich weiß, morsche, halbverwesene Pflanzenteile vor. Besonders zahlreich habe ich die Eier in alten fließenden *Typha*-Blättern gefunden. In den Aquarien legen sie die Eier in alle möglichen Pflanzen ab. Die Eiablage habe ich oft beobachtet. Erst holt das Tier sich eine große Quantität Luft und verankert sich dann mit den Beinen auf eine Pflanze unterhalb des Wassers. Dann biegt es das Abdomen ein wenig, und unmittelbar nachher hört man einen kratzenden Laut, der Stachel bohrt das Loch für das Ei. Weil der Raum zwischen Elytren und Abdomen ganz mit einer großen Luftblase ausgefüllt ist, und diese Blase gleichzeitig die ganze Spitze des Abdomens umgibt, sind genauere Beobachtungen unmöglich. Das Ei wird durch diese Luftblase, die dem Substrat angepreßt ist und mittelst der Haarfranzen des Abdomens, trocken in das Pflanzengewebe

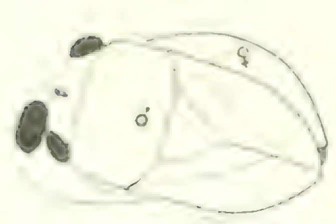
ohne mit dem Wasser in Berührung zu kommen, eingeschoben. Später entsteht eine Narbe, ein brauner Fleck, der deutlich bezeichnet, wo das Ei abgelegt worden ist. Sowohl in den Aquarien, wie in der Natur werden die Eier ganz unregelmäßig in das Pflanzengewebe eingefügt. Ca. 3 Wochen später erscheinen die großen roten Augen. Die ganze Embryonalentwicklung dauert ca. 3—6 Wochen, dann folgen 5 Häutungen, die erst im August durchlaufen sind. Die überwinterten Tiere sterben im Juni und Juli. Die neue Generation paart sich hauptsächlich erst das nächste Frühjahr. Hier im Lande haben wir nur eine Generation im Jahre. *Kuhlgatz'* Angaben über die Eiablage (1909, S. 81) stimmen nicht mit meinen Beobachtungen. Er sagt: „Die Eier werden in der Mehrzahl und zu einer Scheibe angeordnet an Stengeln und Blättern von Wasserpflanzen abgelegt.“ Ferner gibt er an, daß das Ei dem Parenchym bis zu $^2/_3$ eingeschoben wird. Diese Beobachtungen sind lauter Aquarienbeobachtungen und geben nicht richtige Darstellungen der Verhältnisse im Freien. Nach *Buenos* Angaben (1905, S. 146) scheint es, als ob die meisten amerikanischen Arten ihre Eier an Pflanzen ankleben. — Viel größere Übereinstimmung ist zwischen meinen und *Hoppes* (1911, S. 50) Beobachtungen. Auch er hat bei Greifswald nur eine Generation im Jahre gefunden.

Merkwürdigerweise ist die Biologie von *N. lutea* eine ganz andere. Diese Tiere erscheinen hier im Lande erst im Juni und Juli und sind besonders im Spätsommer häufig. Im Juni zeigen die ganz weichen Tiere deutlich, daß sie sich eben verwandelt haben. Im Herbst findet die Paarung statt. Im November und Dezember verschwindet *lutea* oder wird sehr selten. Zwischen Hunderten von *glauca*, die ich unter dem Eise gefangen habe, befinden sich nur sehr wenige *lutea*. Trotzdem daß ich vermuten mußte, daß diese Art ihre Eier im Spätherbst ablegte, konnte ich sie leider nicht finden. Sie wurden aber von *Hoppe* (1911, S. 52) im September gesehen. Erst im Februar schlüpften die Jungen aus. *Hoppe* hat daher sicherlich Recht, wenn er meint, daß *N. lutea* als Ei, *N. glauca* als Imago überwintert. Die Larven schlüpfen beinahe gleichzeitig aus und leben Seite an Seite. Weil man diese Larven bisher nicht von einander trennen konnte, sind die Verhältnisse nicht früher verstanden worden. *Delcourt* (1909, S. 393) gibt an, daß *N. maculata* „n'insère ses oeufs dans les tiges des plantes aquatiques, mais les colle à la face inférieure d'un support quelconque.“ Ich kann hierzu bemerken, daß ich in frischen Torfgräben, wo gar keine Pflanzen sich fanden, im März, ehe der Graben ganz aufgetaut war, auf den senkrechten Torfwänden zahlreiche Eier in Kuchen fand. Sie saßen eben in der Wasserlinie. Die Eier stimmten ganz mit Notonectaeiern überein und diese fanden sich zahlreich in dem Graben. Leider gingen sie durch ein Versehen zugrunde.

Über die kleine auch zu den Notonectiden gehörende *Plea minutissima* hat erst *Wefelscheid* (1912, S. 394) nähere biologische Mitteilungen gegeben. Er berichtet, daß die Larve sich Ende August oder im September zur Imago häutet. Diese überwintert und pflanzt sich im folgenden Sommer

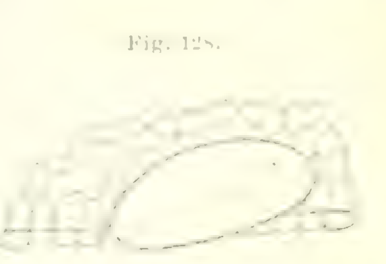
fort. Begattung im Mai und Juni. Während der Paarung sitzt das Männchen schief auf der einen Seite des Weibchens (Fig. 127). Die hinteren Körperenden der beiden Tiere berühren sich mit den Ventralseiten. Das Ei wird in Pflanzenteile eingebohrt und wird in seiner Lage durch eine äußere Schicht von Kittsubstanz festgehalten (Fig. 128). Die Eiablage findet von Mitte Juni bis Mitte Juli statt. Larven finden sich im Juli bis ca. 15. September. Die postembryonale Entwicklung dauert etwa 1½ Monate. Es findet sich nur eine Generation im Jahre. Die Imago kann mindestens noch ein zweites Mal überwintern und sich fortpflanzen. Vor und während der Begattungszeit sammeln alle die Imagines sich an bestimmten Stellen des Teiches.

Fig. 127.



Plea minutissima. ♂ ♀ in Copula. Nach *Wefelscheid.*

Fig. 128.



Längsschnitt durch ein eingebohrtes Ei. Nach *Wefelscheid.*

Zu den *Corixiden* oder Ruderwanzen gehören die sehr artreiche Gattung *Corixa* und *Sigara*, die nur sehr wenige Arten haben. Genauere Beobachtungen liegen nur für die größte Art *Corixa Geoffroyi* vor. Eigene Beobachtungen stimmen gut mit *Hagemanns* (1910, S. 373) überein. Die Art überwintert nur als Imago unter dem Eise, und es darf zugefügt werden, daß ich von den zahlreichen Arten und Individuen von Corixa nie eine überwinternde Larve gefunden habe. Im April und Mai findet die Begattung statt. Auch hier sitzt das Männchen schief auf dem Rücken des Weibchens und die Abdomina sind sehr stark verdreht. Die Weibchen setzen im Mai ihre kleinen, kugeligen, häufig mit einer Spitze versehenen Eier frei auf Pflanzen ab (Fig. 129—130). So viel ich weiß, gleichen die Eier der verschiedenen Arten einander sehr, und man kennt bisher kein Beispiel davon, daß eine *Corixa* ihre Eier in Pflanzengewebe versenkt. Oft sitzen diese ganz vereinzelt und sehen wie Früchte auf den Pflanzen aus, häufig besonders da, wo an den südexponierten Ufern die ganze Masse der Corixen des Teiches sich sammelt, fließen die Eier, indem sie einander berühren, zu einer filzigen Masse zusammen. Vielleicht ist es dieser Umstand, der *Kuhlgatz* veranlaßt hat, zu sagen, daß die Eier in großer Zahl zu platten Kuchen vereinigt an Wasserpflanzen angeklebt werden, ein Ausdruck, der nur dann berechtigt

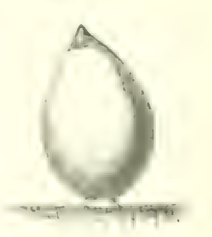
Fig. 129.



Corixa-Eier auf *Batrachium*. Vergr. $^1/_1$. W.-L.

Fig. 130.





Corixa-Ei. Isoliert. Vergr. $^{20}/_1$. Nach *Lampert.*

ist, wenn man sich bewußt bleibt, daß diese Kuchen von vielen Tieren herrühren.

S. A. Forbes (1878, S. 820) erwähnt von Amerika einen merkwürdigen Fall, nach welchem die Flußkrebse *(Cambarus immunis)* auf dem Rücken „were covered with a mos-like incrustation which upon examination proved to be the eggs of insects stuck fast by one end as close together as they could be placed“. Ausgebrütet gaben die Eier *Corixa*.

Es gibt Gegenden, in denen die Corixen in ungeheuren Mengen auftreten, und die Eier so massenhaft abgesetzt werden, daß sie industrielle Bedeutung bekommen haben und als Nahrung für Menschen verwendet worden sind.

Dies ist der Fall in Mexiko. Nach Angaben von *Thomas Gage* in 1623, *Clavigero* und *Violet d'Aout* (1857, S. 202), der die Seen selbst besucht hat, werden in verschiedenen mexikanischen Seen von den Indianern Weidenzweige in den Seen in einiger Entfernung vom Ufer eingesteckt. Die Corixen setzen hier ihre Eier in so großen Mengen ab, daß die Zweige ganz weiß werden. Dann werden sie aufgezogen und in der Sonne getrocknet, die Eierschichten lösen sich ab und sind entweder direkt oder mit Gemüsen als Nahrung verwendbar. Sie werden weit versandt und sind auch für Europäer eine Lieblingsspeise. Die kaviarähnliche Masse wird von den Mexikanern „*Athuanthli*“ genannt. Ungeheure Massen bleiben dennoch in dem See. Sie werden hier mit Kalk inkrustiert und sollen die Ursache des Entstehens oolithischer Kalksteinablagerungen sein.

Über die Biologie der kleinen *Sigara minutissima* liegen beinahe keine Beobachtungen vor. *Miall* (1895, S. 359) gibt an, daß das Tier zusammen mit *Sisyra* die Süßwasserschwämme bewohnt. Ich weiß nicht, woher diese Angaben herrühren. Um sie zu prüfen, habe ich im Oktober 1912 ein Aquarium mit Spongillen und Sigaren eingerichtet. Jetzt im März 1913 leben noch beide Tiere; Eiablage habe ich aber bisher noch nicht gesehen. Trotzdem ich sie eifrig in Spongillen gesucht habe, habe ich sie nie in diesen gefunden. Die Sigaren kommen im Monate Mai an sonnigen Tagen in ungeheuren Massen an den Ufern des Fureseees vor. Dann ist es, als ob ein graugelbes Band von ca. $^1/_2$ *dm* Breite sich den Ufern entlang erstreckte. Das Uferwasser riecht von den Tieren. Merkwürdigerweise sind alle diese Tiere Larven, wahrscheinlich im letzten Stadium. Leider ist es mir nie gelungen, die Paarung und die Eiablage zu beobachten. Mir scheint es, als ob die meisten Tiere wieder recht schnell die Ufer verlassen. Den ganzen Sommer hindurch findet man die Imagines recht häufig an den sandigen Ufern unserer größeren Seen.

Es muß noch hinzugefügt werden, daß mehrere Wasserwanzen, besonders die Corixen und Sigaren, sexuelle, nur bei den Männchen auftretende Stridulationsorgane besitzen. Diese, die wahrscheinlich hauptsächlich in der Paarungszeit gebraucht werden und deren Töne viele gehört haben, sind von *Handlirsch* (1900, S. 127) untersucht worden. Bei den Corixen findet man solche, die zwei Töne hervorbringen können und auch zwei

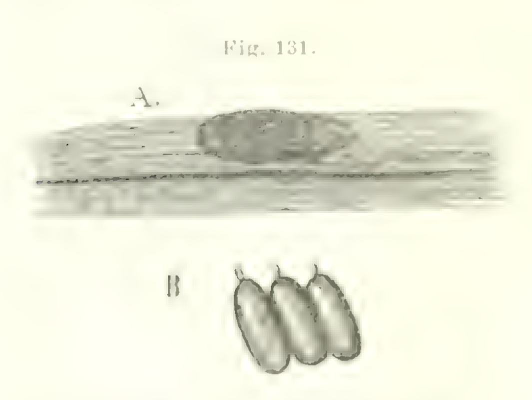
Tonapparate besitzen, das eine ist das mit Querriefen versehene vorletzte Glied des Saugschnabels, gegen welche das schaufelförmige bei Männchen mit Reihen von Chitinzäpfchen versehene Vorderbeinpaar gerieben wird: das andere ist eine asymmetrisch nahe am Hinterrande der sechsten Dorsalplatte gelegene Striegel, die von dem Rande der Vorderflügel bestrichen wird. In einem während der Korrektur erschienenen Werke: L'aquarium de Chambre (1913, S. 276) sagt *Brocher:* „On est plutôt porté à admettre que le mâle s'en sert pour s'accrocher à la femelle, lors de l'accouplement." Auch *Ranatra* kann Töne hervorbringen: der Tonapparat findet sich hier auf den Coxae (*Bueno*, 1905, S. 85).

6. Neuroptera.

Von den Neuropteren oder Netzflüglern haben nur sehr wenige Beziehungen zu dem Süßwasser; diese lassen sich zu den Familien *Sialidae*, wovon die meisten aquatische oder semiaquatische Larven haben und *Hemerobiidae*, wovon hauptsächlich nur die Larven von *Sisyra* und die von *Osmylus* sich in oder nahe am Süßwasser leben, einreihen.

Die erste Familie ist hier in Europa nur durch das Genus *Sialis* vertreten. Die in vielen Beziehungen merkwürdigen, käferähnlichen Larven verlassen im Mai das Wasser und verpuppen sich in loser Erde unter Torf etc., wo ich sie zu Hunderten gefunden habe. Das ausgebildete Insekt, das Ende Mai herauskommt, ist ein schwerfliegender, langsam kriechender Geselle. Die Männchen und Weibchen kriechen oft in großen Mengen auf und nieder auf der Vegetation der Gewässer. Lange können die Männchen, mit dem Kopf halb unter den Flügeln der Weibchen verborgen, diesen folgen: dann biegt das Männchen, indem es ganz unter das Weibchen kriecht, sein Abdomen aufwärts und die oft mehrere Minuten lang dauernde Paarung beginnt. Diese findet nie im Fluge statt. Später beginnt die Eiablage, das Weibchen setzt sich auf ein Blatt und indem es sein Abdomen legeröhrenähnlich verlängert, setzt es seine braunen, oben mit einer Spitze versehenen reihenförmig dicht aneinander gedrängten Eier ab. Das Tier bewegt das Abdomen während des Eierlegens regelmäßig von einer Seite bis zur anderen. Die so entstandenen 10 cm^2 großen Eierkuchen haben eine unregelmäßige Form (Fig. 131). In den Monaten Mai und Juni kann die ganze Ufervegetation von den braunen Eiermassen wie übersät aussehen. Sehr viele Eier gehen durch Schmarotzerangriffe zugrunde. Am Ende des Monates Juni sind die Eierkuchen fast alle leer. Die Larven verlassen die Eierschalen wahrscheinlich des Nachts. Wie sie ausschlüpfen, und wie sie

Fig. 131.



A. Eierhaufen von *Sialis lutaria* L. Vergr. $^1/_1$. B. Einzelne Eier. Vergr. $^{11}/_1$. Nach *Lampert*.

das Wasser auffinden, wissen wir nicht. Die meisten Eier werden so angebracht, daß die Larven direkt ins Wasser kriechen können. Als Imagines leben die Tiere wahrscheinlich nur kurz und nehmen als solche keine oder nur wenig Nahrung zu sich.

In Nordamerika und Asien findet man eine merkwürdige mit den Sialiden verwandte Subfamilie *Corydalina*. Sie umfassen drei Genera *Chauliodes, Neuromus* und *Corydalis*. Sie enthalten große, zum Teil sehr große Insekten, mit deren Lebensweise amerikanische Verfasser *Needham Riley, Walsh* und *Davis* uns bekannt gemacht haben. Die Larven von *Chauliodes* verlassen, wenn sie ausgewachsen sind, die Gewässer und verpuppen sich in morschem Holz, in Erde oder unter Steinen etc. Die Puppen sind ruhig, können aber kriechen, wenn sie gestört werden. Sie sind als Imagines Dämmerungsflieger, und leben als solche wahrscheinlich nur wenige Tage, während welcher sie vermutlich keine Nahrung zu sich nehmen. *Davis* (1903) fand die Eiermassen (30—40) „within a radius of 2 feet on a large glacial rock". Jede Eiermasse hatte 1000—2000 Eier; die Eier werden in drei Schichten übereinander angebracht. Sie finden sich oft 10—15 Fuß über dem Wasser. Die Larven verlassen die Eier des Nachts.

Ganz ähnlich lauten die Berichte über die Lebensweise von *Corydalis* (Fig. 132, 133). Nach einer 3jährigen Larvenperiode verlassen die Larven das Wasser und verpuppen sich in Treibholz etc. Die Imagines dieser großen Insekten sollen sehr kurz leben, die Männchen nur drei, die Weibchen zehn Tage. Sie nehmen keine Nahrung zu sich. *Riley* (1876, pag. 275) fand die Eier an den Ufern vom Mississippi. Die Eiermasse, die kalkweiß ist, hat verschiedene Form und ist mit einer weißen Sekretion über das ganze Blatt, worauf die Eiermasse sitzt, bedeckt. Sie enthält 2000—3000 Eier. Die jungen Larven verlassen die Eiermassen des Nachts und alle in derselben Nacht.

Von den Hemerobiiden haben nur zwei Genera *Osmylus* und *Sisyra* Beziehungen zum Wasser. Die Larve von *Osmylus* ist wahrscheinlich nur semiaquatisch und lebt unter Steinen und Moos an den Ufern rasch fließender Bäche. Über die Eier gibt *Heymons* (1909, pag. 24) an: „Eier regelmäßig nebeneinander an Pflanzen und Steinen usw. abgelegt, grünlichweiß, 1·5 *mm* lang, am oberen Pol ein kleines Spitzchen tragend." Im Gegensatz zu der *Osmylus*-Larve führt die Larve von *Sisyra* eine ganz aquatische Lebensweise. Sie schmarotzt auf den grünen Spongillen und dann und wann auch auf Süßwasserbryozoen. In den Monaten Juni und Juli verlassen die grünen, in vielen Beziehungen sehr eigentümlichen Larven die Spongillen und kriechen auf die Sprossen und Blätter von *Iris, Scirpus* etc., die aus dem Wasser aufragen, hinaus. Hier spinnen sie ihre kleinen gelben Kokons, die massenhaft auf der Vegetation meiner Versuchsteiche vorkommen. Nach ca. 8—10 Tagen kommen die kleinen, braunen Imagines hervor. Sie fliegen besonders gegen Abend und leben wahrscheinlich sehr kurz. Vergebens habe ich versucht, ausfindig zu machen, wie die Weibchen ihre Eier ablegen. Die Larven finden sich nur auf den Spongillen und Bryozoen, die oft metertief unter dem Wasser sitzen. Es ist eine ungelöste Frage, ob die Imagines

unter das Wasser gehen und da ihre Eier ablegen, oder ob diese oberhalb des Wassers abgelegt werden und die Larven abwärts wandern, um die Spongillen aufzusuchen. Ist das letztere das richtige, so könnte man sich, weil die Larven, die wir kennen, außerordentlich träge Tiere sind, denken, daß sie, wenn sie die Eier verlassen, von ganz anderer Gestalt sind. Auch anderswo zwischen den Neuropteren findet man bekanntlich eine Hypermetamorphose (*Mantispa*). Wegen der Kleinheit der Sisyren und



Chauliodes serricornis Say. in Paarung auf einem mit Eiern belegten Blatt von Osmunda regalis. Vergr. $^1/_1$. Nach *Needham*.



Weibchen von demselben Paar; später, eierlegend. Vergr. $^1/_1$. Nach *Needham*.

weil ihr Leben als Imagines so kurz ist, ist es außerordentlich schwer, die Biologie dieser Tiere näher zu verfolgen. Zucht in Aquarien gelang mir nie.

7. Trichoptera.

Über das Leben der Trichopteren als Imagines und ganz besonders über Kopulation und Geschlechtsleben weiß man im ganzen außerordentlich wenig. Wahrscheinlich wegen des höchst interessanten Gehäusebaues der Larven haben diese das ganze Interesse absorbiert. (Über Abbildungen der Tiere und Gehäuse siehe die nächsten Artikel.) Die Biologie der Imagines ist sehr stark vernachlässigt worden. Die allermeisten Arten über-

wintern als Larven unter dem Eise, einige als Eier, in Nord- und Mitteleuropa wahrscheinlich keine als Imagines. Die ersten Imagines zeigen sich im Mai, einige Arten, besonders die Anabolien, fliegen viel später (November). Übrigens ist unsere Kenntnis über die Flugzeit der einzelnen Arten und die Länge des Imagolebens allzu gering. Hier im Lande haben die Arten wahrscheinlich nicht mehr als eine Generation. Mehr gegen Süden sollen zwei Generationen vorkommen. Als Imagines nehmen die Tiere vermutlich keine oder nur sehr wenig Nahrung zu sich. Die Mundteile sind leckende. Die Arten werden recht oft auf Pflanzen mit offenliegenden Honigbehältern getroffen. Die meisten sind Dämmerungstiere, die im heißen Sonnenschein sich in den Schilfwäldern verstecken. Es scheint, als ob die meisten, besonders die größeren Arten, mehr kriechen und laufen, als sie fliegen. Viele laufen sehr schnell und brauchen nur die Flügel, wenn ihnen eine Gefahr droht.

Die Paarung der Trichopteren ist nur wenig studiert worden. In heißen Sommertagen habe ich da, wo die Teiche von alten Buchen überschattet waren, die großen *Phryganea*-Arten und *Limnophiliden* oft in großen Kreisen über dem Wasserspiegel bald laufend, bald fliegend gesehen. Die Weibchen zeichnen über der spiegelhellen Oberfläche, indem sie von den Männchen verfolgt werden, schöne Kreise und Spiralen. Wenn Hunderte von diesen Tieren sich so auf dem Wasserspiegel tummeln, so ist es ein ungemein anziehendes Insektenbild.

Die Tänze sind nur Vorbereitung zu der Paarung. Diese findet in den Schilfwäldern statt. Hier sieht man die Tiere mit den Köpfen in entgegengesetzter Richtung in Paarungsstellung sitzen, das kleinere Männchen teilweise unter den Flügeln des Weibchens versteckt. Werden sie aufgeschreckt, so können sie nicht fliegen, stürzen aber kopfüber auf die Oberfläche des Wassers und suchen sich durch Laufen zu retten.

In mehreren Familien, besonders der Leptoceriden, führen die Männchen ganz ähnliche Tänze auf, wie die der Ephemeriden. Mehrere dieser tanzenden Leptoceriden sind mit sehr langen Fühlhörnern ausgestattet. Diese werden während des Fluges aufwärts und schief auswärts getragen, und die Tiere stehen im Fluge fast senkrecht. Die Paarung dieser schwärmenden Ephemeriden über dem Furesee habe ich oft des Abends studiert.

Die Schwärme der schwarzen *Mystacides nigra* stehen in den Septembernachmittagen über den Schilfwäldern. Die Schwärme, die oft 4—5 *m* hoch gehen, bestehen nur aus Männchen. In großen Kreisen nahe am Wasser, dieses oft beinahe berührend, fliegen die Weibchen. Diese werden im Fluge, wahrscheinlich in dem Augenblick, wenn sie aus den Puppenhäuten ausschlüpfen, von den Männchen ergriffen. Beide Geschlechter besitzen sehr lange, behaarte, eigentümliche Maxillartaster, die bei dem Männchen am längsten sind. Von hinten kommend, schlägt dieses seine Taster um den Hinterkörper des Weibchens beinahe in dessen Mitte, und indem die beiden Tiere sich beinahe vertikal stellen, fliegen sie in vollkommen geraden, bis ans Land vom Wasserspiegel schräg aufsteigenden Linien.

Sobald die Tiere die Bäume oder in diesem Fall mein Netz erreichten, bog das Weibchen sein Abdomen aufwärts und mit den äußeren, zangenförmigen Paarungsorganen befestigte das Männchen sich an der Abdominalspitze des Weibchens. Unmittelbar nachher drehte das Männchen sich herum, und die Tiere nahmen nun die für die Trichopteren normale Paarungsstellung ein. Sie lagen, mit den Köpfen in entgegengesetzter Richtung, in Verlängerung voneinander. Oft schlugen sie sich auf meinen Händen nieder und wurden hier mit Lupen beobachtet. Mit dem Anastigmat wurden die Flugbewegungen über dem Wasser gesehen. Andere Arten verhalten sich nicht in dieser Weise. Man sieht oft an Herbstabenden Leptoceriden, von welchen das eine Tier fliegt, während das andere mit zusammengefalteten Flügeln von dem Hinterende des Weibchens herabhängt. Es läßt sich von ersterem tragen. Es ist mir leider nie gelungen, diese Tiere zu fangen, und ich weiß daher nicht, welches das Geschlecht des fliegenden Tieres ist. Es sieht so aus, als ob das ruhende Tier abwärts geschlagen war und mit der Ventralseite aufwärts getragen wurde.

Diese hier mitgeteilten kleinen Beobachtungen zeigen nur, wieviel auf diesem Gebiete noch zu tun ist. Die Eiablage der hier erwähnten Formen konnte ich nie beobachten. Dazu war das Licht zu schwach. Über die Eiablage der Trichopteren ist man übrigens dank einer schönen Arbeit des jüngst verstorbenen vorzüglichen finnischen Zoologen *Siltala* ganz gut unterrichtet.

Fig. 134.

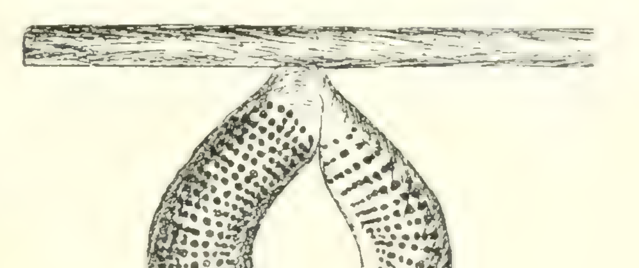


Kittartige Laichmassen einer *Polycentropide*, in ein [illegible] Blättchenstück. Vergr. [illegible] Nach *Siltala*.

Nur die *Rhyacophila*-Arten legen vermutlich ihre Eier vereinzelt in Risse und Löcher der Blätter und Bäume unter Wasser ab. Bei allen anderen Trichopteren werden sie in größeren Massen — Eierhaufen — abgelegt. Diese Eierhaufen treten in zwei Hauptformen, die kittartigen und gallertartigen, auf. „Dieser Unterschied beruht hauptsächlich auf physikalischen und chemischen Eigenschaften der die Eier umgebenden Substanz. In den kittartigen Laichmassen quillt diese Substanz nicht im Wasser auf, nachdem der Laich abgelegt ist, in den gallertartigen nimmt sie dagegen leicht Wasser auf und kann dadurch das Vielfache ihres ursprünglichen Volumens erreichen“ (*Siltala* 1906, S. 6). Die kittartigen Eierhaufen treten bei den *Hydroptiliden* und *Hydropsychiden*, die gallertartigen bei den übrigen auf. Die ersten werden immer unterhalb des Wassers abgesetzt, die gallertartigen bald ober-, bald unterhalb desselben. Die kittartigen Eier werden in flachen scheibenförmigen Kuchen, in welchen sie einander berühren, abgelegt (Fig. 134). Die Eier verlassen das Weibchen entweder vereinzelt oder es wickelt eine lange dünne Eierschnur ab. Sowohl die *Hydropsychiden* und *Hydroptiliden* gehen, was viele — auch ich selbst — beobachtet haben, unter Wasser, um dort die Eier abzusetzen. Das Wasser klebt nicht an dem Tier, das ganz in Luft gehüllt ist und häufig Luftkugeln unter

den Flügeln trägt. Die Weibchen dieser Familien schwimmen ganz gut und zeigen sich dem Wasserleben insoweit angepaßt, daß die Hinterbeine oft mit langen Haaren versehen sind, auch die Mitteltibien und -tarsen besonders beim Weibchen sind oft verbreitert. Die meisten dieser Tiere leben in klaren Bächen mit brausendem Wasser. Wenn man in einer Eiablageperiode einer der zu diesen Familien gehörenden Arten am Bache sitzt, sieht man die Weibchen schnell über das Wasser laufen, plötzlich unter- und wieder auftauchen.

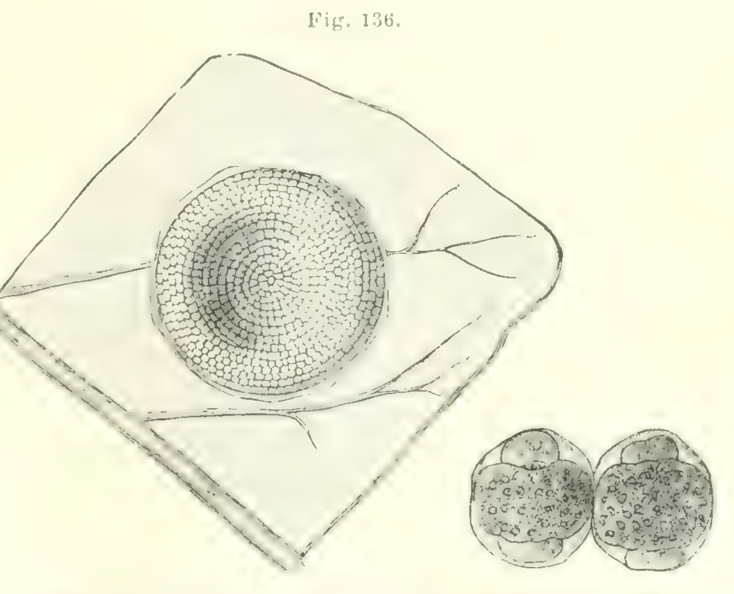
Fig. 135.



Ringförmiger Laich von *Phryganea grandis*. Vergr. $^1/_1$. Nach *W.-L.*

Bei den *Phryganeiden* wird der Laich entweder unter dem Wasser oder doch sehr nahe dem Wasserrand abgesetzt. Diese großen Tiere zeigen keine Anpassungen an das Wasserleben und können nicht oder nur sehr schlecht schwimmen. Man sieht sie oft auf den Schwimmblättern sitzen und von den Rändern derselben kopfwärts ins Wasser kriechen. Wenige Zentimeter unter der Oberfläche setzen sie dann ihren Laich ab. Oft, wenn man mit dem Kahn durch die Nymphaeaceenteppiche rudert, stürzen die großen Weibchen, wenn die Ruder die Blätter berühren, aufwärts aus dem Wasser und fliegen erschreckt in die Schilfwälder hinein.

Fig. 136.



Links: Plattenförmiger Laich mit spiralig angeordneten Eiern von *Triaenodes*. Vergr. $^5/_1$. Rechts: 2 Eier in Vergrößerung. Vergr. $^{46}/_1$. Nach *Lampert*.

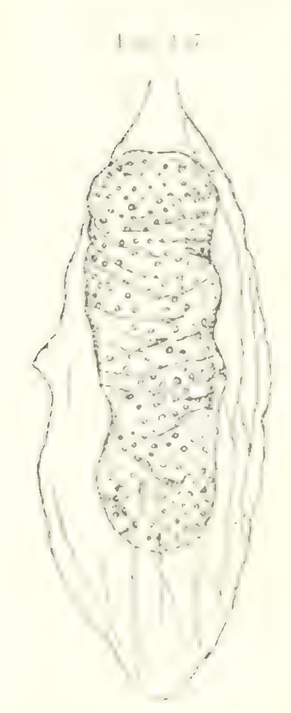
Bei mehreren der *Phryganea*-Arten findet man einen schönen kranzförmigen Laich, der oft abgebildet worden ist. Das Tier befestigt erst das eine Ende des Laiches an dem Stiel und dann das andere ganz nahe bei dem ersten; die großen Kränze enthalten bis 700 Eier (Fig. 135).

Bei den *Leptoceriden* trifft man sehr oft wunderschöne, scheibenförmige Eiermassen. Die lange Eierschnur ist hier spiralig aufgerollt, und nachdem eine zirkelrunde Scheibe entstanden ist, gießt das Tier eine braune, hyaline, deckelförmige Gallertmasse über die Eierschnur aus (Fig. 136). Solche Eiermassen, die besonders schön bei dem Genus *Triaenodes* vorkommen, sind

im Juli auf der Unterseite der Schwimmblätter sehr häufig. Auch die Leptoceriden können nur kriechend sich unter dem Wasser bewegen. Es ist übrigens mehrmals beobachtet worden, daß Weibchen dieser Familie fliegend ihre Eier in einer Kugel an der Abdominalspitze mit sich führen. Eine *Leptoceride Notanatolica vivipara* soll vivipar sein (*Wood-Masen*, 1890, S. 139).

Bei der großen Familie *Limnophilidae* werden die Eier meistens über dem Wasser abgesetzt. Im Juli und August findet man die oft walnußgroßen Geleemassen dieser Tiere auf der über den Teichen hinausreichenden Vegetation. Ich habe sie besonders bei *Glyphotaelius punctato-lineatus* genau untersucht. In Trockenperioden werden die Eiermassen milchweiß und die äußersten Gallertschichten werden dann dick und sehr zähflüssig (Fig. 137). Ferner beobachtet man, daß das Volumen stark abnimmt. In Regenperioden quellen sie stark auf. Die Gallertmassen werden beinahe hyalin und sehr flüssig. In den Trockenperioden hört die Entwicklung der Eier ganz auf, dagegen entwickeln sie sich in den Regenperioden mit merkwürdiger Schnelligkeit. Am 28. Juni wurden die Blätter, worauf 4 wahrscheinlich eben abgelegte Eiermassen saßen, markiert und alle drei Tage besichtigt. In den feuchten, recht kalten Tagen wuchsen sie beträchtlich. Am 10. Juli enthielten die Klumpen kleine Larven, die sich noch nicht bewegen konnten. Am 13. Juli saßen die Gallertmassen noch auf den Blättern, waren aber von Larven ganz entleert. Gallertmassen, die trocken gelegt wurden, hielten sich 14 Tage unverändert. Dann wurden die nun verwelkten Blätter mit den Eiermassen in Wasser unter eine Glasglocke gestellt. Die Gallerte quoll auf. Die früher weißgelben Eier wurden schwarz und im Laufe von fünf Tagen krochen die Larven aus. Am 20. bis 25. Juli fand ich überall zerfließende Gallertmassen. Die Larven halten sich besonders in Trockenperioden in den Gallerten auf, wachsen und nähren sich unzweifelhaft von denselben. Bald findet man in den Gallertmassen Eierschalen, bald nicht. Im letzteren Falle sind sie von den Larven verzehrt. In den herabfließenden Laichmassen sammeln die Larven sich immer in den niedrigsten Teilen und fließen mit denselben langsam hinunter. Der Transport der Larven geht besonders in den Morgenstunden, wenn der Tau alles bedeckt, wie auch im Regen vor sich. Oft fließen die Larven direkt ins Wasser hinein, oft müssen sie zirka 1 *m* über Gras etc. kriechen (*W.-L.*, 1910, S. 93).

Fig. 137.



Laich von *Glyphotaelius punctato-lineatus* Retz auf einem Menyanthesblatt. Vergr. 1/1. Nach *Siltala*.

Andere Limnophiliden setzen ihre Eier hoch über dem Wasserspiegel in den Gipfeln von Bäumen, die an den Teichen stehen, ab (Fig. 138). Um mich gegen einen plötzlichen Regen zu schützen, lag ich einmal unter einer großen Esche, die nahe am Ufer stand. Der Regen wurde stark. Bald

fielen einige Tropfen durch die bisher schützende Blätterkrone der Esche und fanden ihren Weg auf meinen Kopf, und als ich diese mit der Hand wegnehmen wollte, war ich sehr überrascht, meine Finger ganz klebrig zu finden. Bei näherer Besichtigung sah ich, daß mehrere Larven auf meinen Händen krochen; gleich darauf sah ich auf meinem Kahn zahlreiche kleine Gallerttropfen mit kriechenden Larven, und als ich in die Esche hinauf sah, fanden sich dort Tausende von Gallertmassen. Einige, die von festerer Konsistenz waren, enthielten Eier, die mehr im Zerfließen begriffenen dagegen Larven. Nun sah ich auch, wie die Gallertmassen, vom Regen aufgequollen, barsten und in langsam fließenden Tropfen die Spitzen der Blätter erreichten. In den Gallertmassen eingebettet hingen hier dann die kleinen Larven in schwebenden Tropfen, um die Seeoberfläche mit dem nächsten Regentropfen zu erreichen. Wenn man die Oberfläche des Sees unter der Esche beobachtete, sah man sie von Larven wimmeln: ein wahrer kleiner Planktonschwarm von Trichopterenlarven. Die allermeisten der Gallertmassen waren so angebracht, daß die Larven direkt von den Blättern in den See fallen konnten. Ähnliche tropfende Laichmassen findet man auch anderswo, besonders bei tropischen Laubfröschen. In am Rande ganz ausgetrockneten Moortümpeln, die von hängenden Weiden überwölbt sind, findet man in trockenen Sommern oft ganz ähnliche Gallertmassen auf den Weiden aufgehängt. Sie sind von Limnophiliden im Juni, als die Tümpel noch Wasser hatten, abgesetzt. Noch zwei Monate später können diese nun stark eingeschrumpften Eiermassen, die noch lebende Eier enthalten, auf den Blättern sitzen. Sehr viele werden von Schmarotzern, besonders Fliegenlarven verzehrt. Viele Arten bringen wie die Leptoceriden auch ihre kugeligen Eiermassen nahe am Wasserspiegel unter Blättern, Steinen etc. an.

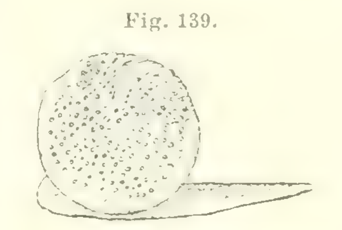
Fig. 138.



Laich von *Limnophilus decipiens* Kol. Vergr. 1/1. Nach *Siltala*.

Für die *Sericostomatiden* wird angegeben, daß mehrere Arten, indem sie über den Wasserspiegel fliegen, einfach ihre Eier ins Wasser abwerfen. Die Eier werden im Fluge getragen und abgeworfen, indem das Weibchen fliegend oder kriechend auf die Oberfläche läuft. An den sandigen Brandungsufern des Furesees findet man oft haselnußgroße, weiche, kugelförmige Eiermassen, die ganz mit Sand inkrustiert sind. Sie rollen im Wellenschlag und sammeln sich in den kleinen Vertiefungen des Sandes. So viel ich weiß, entstehen daraus die Larven der Molanniden (Fig. 139).

Fig. 139.



Laichkugel von *Molanna angustata* Curt. Vergr. ca. 1/1. Nach *Siltala*.

8. Lepidoptera.

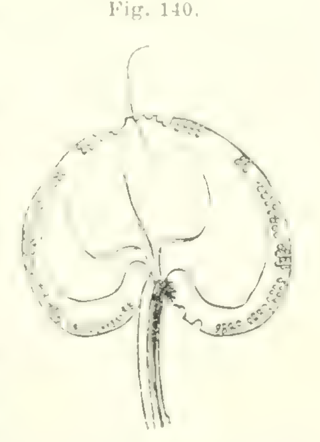
Es sind nur sehr wenige Schmetterlinge, die Beziehungen zu dem Süßwasser haben. Sie gehören drei Familien an: *Arctiidae, Hydrocampidae*

und *Acentropidae.* Was die Arctiidenfamilie anbelangt, treten Larven mit aquatischer Lebensweise nur bei dem Genus *Palustra* auf. Die hierher gehörenden Arten sind alle südamerikanisch. Über die Eiablage derselben liegen, soweit mir bekannt, keine Angaben vor.

Die zu den Hydrocampiden gehörenden Schmetterlinge verteilen sich hauptsächlich auf drei Genera: *Nymphula (Hydrocampa), Paraponyx* und *Cataclysta.* Alle leben als Eier, Larven und meistens auch als Puppen unter dem Wasser und bieten in ihrer Biologie und ihrem Bau viele merkwürdige Züge dar. Ihr Leben als Imagines ist äußerst kurz und erstreckt sich wahrscheinlich nur über wenige Tage. Hier im Lande hat *Nymphula* sicherlich nur eine Generation, dagegen finde ich es höchst wahrscheinlich, daß wenigstens *Cataclysta* deren zwei hat. Die schönen, weißen Tiere sind hauptsächlich Dämmerungstiere, doch kann man sie auch im Sonnenschein fliegen sehen. Ohne eigentliche Schwärme zu bilden, können die Tiere in den Tagen, wenn die Teiche ihr ganzes Kontingent von Hydrocampen abgeben, in den Nachmittagsstunden doch wie Schneegestöber über denselben stehen. Des Morgens, wenn man zu den Teichen kommt, sitzen sie zu Tausenden auf der Vegetation. In einigen Tagen vermehrt die Anzahl sich, dann nimmt sie ganz plötzlich ab. In einem breiten Saum liegen die weißen Körper auf der Oberfläche des Wassers und wenige Tage später findet man kein Tier mehr. Die Weibchen jagen in großen Kreisen halb fliegend, halb laufend eifrig von den Männchen verfolgt. Die Paarung findet auf den Pflanzen statt und unmittelbar nachher geht die Eiablage vor sich. Diese findet, was *Nymphula nymphaeata* anbelangt, hauptsächlich auf *Hydrocharis, Nuphar, Nymphaea* und *Potamogeton* mit Schwimmblättern statt. Überall in den oben genannten Tagen kann man, besonders in den Dämmerungsstunden, die Weibchen draußen auf den Schwimmblättern des Teiches sehen. Sie sitzen am Rande des Blattes, haken sich mit den Beinen fest, stecken das Abdomen durch das Wasser und belegen die Unterseite der Blätter mit Eiern. Oft wird dem Rande des Blattes genau gefolgt. Wenn eine Reihe von Eiern abgelegt ist, wird eine andere innerhalb dieser abgesetzt, und so können bis vier Reihen entstehen. Dann und wann, besonders auf Potamogeton, liegen die Eierscheiben, immer mit den Eiern in regelmäßigen Reihen, weiter innen auf dem Blatt. Nie habe ich jedoch Eiermassen gefunden, die so weit von dem Rande liegen, daß sie nicht von einem oberhalb des Wassers sitzenden Tiere erreicht werden können. *Paraponyx stratiotata* setzt hauptsächlich ihre Eier auf *Stratiotes aloides,* die wohl als ihre Hauptnahrungspflanze anzusehen ist, ab. Besonders schön habe ich die Eiablage und die Eier auf *Ceratophyllum demersum* beobachtet. Die Sprossen dieser Pflanzen liegen oft in der Oberfläche. Auf diesen finden sich die kleinen hellbräunlichen Weibchen ein und belegen die steifen, tiefgrünen, linearen Blätter mit ihren hellgrünen Eiern. Die schmalen Blätter können nur eine, höchstens zwei Reihen von Eiern tragen. Im Laufe von 14 Tagen waren die Eier in meinen Aquarien ausgebrütet.

Von *Cataclysta lemnata* habe ich nicht selbst die Eiablage gesehen. *Lübben* (1907, S. 174), der eine schöne Schilderung der Biologie gegeben hat, beschreibt die Eiablage folgendermaßen (S. 178): „Das Weibchen nahm am Rande des Blattes Platz; sich mit den vorderen vier Beinen festhaltend und die hinteren Extremitäten unter den Flügeln lang hinausstreckend, legte es dann den Ovipositor hakenförmig um den Rand des Blattes herum und klebte mit der endständigen Pfanne 6—10 Eier in 2 oder 3 Reihen hintereinander an der unteren Seite des Blattes fest.“ (Fig. 140.)

Fig. 140.



Blatt von Hydrocharis morsus rana von unten, mit Eiern von *Cataclysta lemnata* L., zeigt außerdem die von ausgeschlüpften Larven geschnittenen Randlücken. Vergr. 1/1. Nach *Lübben*.

Keine der hier erwähnten Arten geht also ganz unter das Wasser, um dort ihre Eier abzulegen. Von Brasilien dagegen berichtet *G. W. Müller* von einer Art, die ins Wasser geht und in stark brausenden Strömen ihre Eier unter den Steinen aufklebt.

Sehr verwickelte und leider noch sehr wenig verstandene Verhältnisse finden wir bei dem zu der Familie *Acentropidae* gehörenden *Acentropus niveus*. Das Tier ist auch in meinem Untersuchungsgebiet häufig. Bisher habe ich nicht Zeit gefunden, es genau zu studieren. Es ist neulich von *Nigmann* (1908) biographisch behandelt worden. Trotzdem die Arbeit viel Neues bringt, harren noch zahlreiche Fragen auf ihre Lösung. Die Nährpflanzen sind verschiedene; bei uns hauptsächlich *Potamogeton*-Arten, sonst wird *Myriophyllum, Trapa natans* und *Ceratophyllum* (*Lampert*, 1910, S. 139) angegeben (Fig. 141).

Die große Eigentümlichkeit in der Entwicklung dieses Tieres ist die, daß es zwei verschiedene Formen von Weibchen gibt, ein geflügeltes, das oberhalb des Wassers lebt, und ein solches mit rudimentären, fast ganz fehlenden Flügeln. Dieses hat starke Befiederung der beiden hinteren Beinpaare und schwimmt vorzüglich. Im Gegensatz zu dem Männchen und wahrscheinlich auch zu dem geflügelten Weibchen ist es unterkompensiert und sinkt, wenn es mit dem Schwimmen aufhört. Das Männchen ist oberkompensiert und steigt zu der Oberfläche auf, wenn es nicht mehr schwimmt. Bei dem Schwimmen spielen für die Weibchen mit den rudimentären Flügeln diese eine Rolle. Das Letztgenannte soll nie das Wasser verlassen. *Nigmann* (1908, S. 506) hat gezeigt, daß man schon bei den Puppen solche mit kurzen und solche mit langen Flügelscheiden unterscheiden kann. Der Schmetterling soll nach *Ritsemas* Angaben nicht weniger als drei Generationen haben und die geflügelten nur in einer dieser auftreten. *Nigmann* unterscheidet nur deren zwei. Da es ihm nie gelang, solche mit langen Flügeln zu züchten, konnte er leider nicht ausfindig machen, wie die zwei Formen von Weibchen sich zueinander verhielten. Seine Puppen gaben alle nur kurzflügelige Weibchen.

Über die Paarung zwischen dem Männchen und der geflügelten Form der Weibchen liegen, soweit mir bekannt, keine näheren Angaben vor.

Das langgeflügelte Weibchen soll nach *Nigmann* (1908, S. 515) nicht in das Wasser gehen. Wahrscheinlich legt es seine Eier wie die anderen Wasserschmetterlinge ab. Das kurzflügelige Weibchen kommt dagegen nie aus dem Wasser. Brachte man es außer Wasser, so benahm es sich sehr ungeschickt, kroch langsam umher, kehrte, als ihm die Möglichkeit ge-

Fig. 141.



Acentropus niveus und seine Entwickelung. *a* Eierhaufen und junge Raupen. Vergr. 1/1. *b* Raupe. Vergr. 2·5/1. *c* Puppe, frei. Vergr. 2·5/1. *d* Puppengespinst. Vergr. 1/1. *e* Männchen. Vergr. 3/1. *f* Geflügeltes Weibchen. Vergr. 1/1. *g* Ungeflügeltes Weibchen. Vergr. 3/1. *h* Fraßstück der Larve. Vergr. 1/1. *Nach Lampert.*

geben war, sofort ins Wasser zurück (*G. W. Müller* in *Nigmann*, 1908, S. 515). „Läßt man das Weibchen am Finger in die Höhe kriechen und nimmt es gewaltsam aus dem Aquarium, so kommt es nur höchst unbeholfen vorwärts. Nur im Wasser bewegt es sich mit Sicherheit.“ Die Begattung hat *Nigmann* (S. 523) genau beschrieben. „Die Männchen fliegen in Kreisen über das Wasser. Wittert das Männchen die Nähe des Weibchens, so gerät es in Erregung. Die Klappen am letzten Segment öffnen

und schließen sich krampfhaft. Die erst größeren Kreise beim Fliegen, das dicht über dem Wasser oder in Berührung mit der Wasseroberfläche erfolgt, werden kleiner, um zuletzt su einem unsicheren zitternden Umhersuchen zu werden. Die Fühler schräg nach vorn ausgestreckt, dicht über oder auch auf dem Wasser, schwirrt es unruhig umher. Unterdessen schwimmt das Weibchen dicht unter der Wasseroberfläche, das Analende, wie es auch *Haupt* bemerkte, herausgestreckt. Ab und zu hebt es auch den Kopf, scheinbar um sich selbst zu orientieren. Treffen sich beide Geschlechter, so wendet sich das Weibchen auf den Rücken, klammert sich an das Männchen, das, die Flügel ausgebreitet, wiederum das Weibchen festhält, und kopulieren. Während der Begattung bewegt das Weibchen lebhaft die Flügelrudimente wie auch später bei der Eiablage." Normal findet diese unmittelbar nach der Begattung statt. Die Eier werden reihenweise unterhalb des Wasserspiegels in kleinen scheibenförmigen Haufen abgesetzt. Sie sind gelblichgrün und mit feinen Längsstrichen versehen.

9. Coleoptera.

Dytiscidae.

Man hat bisher merkwürdig wenig über Paarung und Eiablage der Dytisciden gewußt. Noch bis ca. 1840 glaubte man, daß die Eier frei ins Wasser gelegt werden. 1875 zeigte *Régimbart*, daß die großen Dytisciden ihre Eier in Pflanzen einbohren und daß die von *Colymbetes* auf Pflanzen angeklebt wurden. Gleichzeitig brachte er viele wertvolle Beobachtungen über Paarung der großen Dytisciden. Dann fehlen von 1875 bis jetzt beinahe alle näheren Angaben. Schon lange habe ich mich mit Untersuchungen über diese Themata beschäftigt; gleichzeitig damit, daß ich die biologischen Verhältnisse untersucht habe, hat mein guter Freund Dr. *Adam Böving* am zoolog. Museum Kopenhagens auf meine Aufforderung die Eiablageorgane genau untersucht. Von unseren beiden Abhandlungen, die in der Internationalen Revue, 1912 erschienen sind, rühren die folgenden Mitteilungen her.

Die Paarung habe ich besonders bei den großen Dytisciden studiert. Man findet hier zwei verschiedene Formen von Weibchen, glatte und solche mit gefurchtem Deckflügel; früher glaubte man, daß diese eigentümlichen Verhältnisse mit dem Geschlechtsakte zusammenhängen, was sicherlich unrichtig ist. In meiner Arbeit habe ich versucht zu zeigen, daß die Furchen und Kiele der gefurchten Weibchen dadurch Bedeutung haben, daß sie die Adhäsion zu der Oberfläche vergrößern. Dadurch wird es möglich, daß die Weibchen in den Sexualperioden, wenn sie von Eiern beschwert sind, dennoch an der Oberfläche von der „Surfacefilm" getragen, hängen können. Dies ist für die Tiere von Bedeutung, weil sie in dieser Stellung ihre Tracheen mit Luft füllen können. Übrigens weichen die Männchen von den Weibchen hauptsächlich dadurch ab, daß die Vordertarsen zu großen Saugscheiben umgeändert sind. Diese dienen dazu, die Weibchen während der Kopulation festzuhalten; ihre Entwicklung ist bei den verschiedenen Dytisciden-

genera eine äußerst verschiedene. Sie sind jüngst von *Chatanay* (1910. S. 395) genau untersucht worden.

Um die Paarung (Fig. 142—143) zu studieren, läßt man am besten mehrere Weibchen einige Tage in einem Aquarium herumgehen. Direkt aus der Natur geholt, wird ein Männchen hineingesetzt. Die Versuchstiere waren *D. punctulatus, dimidiatus* und *marginalis.*

Das Männchen stürzt sich auf das Weibchen; ganz momentan werden die Vorderbeine auf dem Prothorax niedergeschlagen und sogleich in der bleibenden Stellung befestigt. Die Scheiben ruhen nahe an der Mitte des Seitenrandes, die Klauen sind um den Rand geschlagen. In dem Augenblick, in dem das Weibchen ergriffen wird, bekommt das Tier einen so kräftigen Stoß, daß sie beide lotrecht in dem Wasser stehen. Die Mittelbeine werden entweder in der Mitte der Elythren angebracht oder weit hinten. Die Schienen stehen dabei lotrecht, die Tarsalglieder liegen den Elythren angepreßt, die Klauen sind um den Rand der Elythren geschlagen. Werden sie in der Mitte angebracht, dann wird der Sporn in einer der inneren Furchen der Elythren des Weibchens angestemmt. Die Hinterbeine sind entweder weit nach vorn und bogenförmig aufwärts geschlagen, am meisten werden sie aber abwärts wagrecht über dem Rücken des Weibchens getragen. Entweder ruht das Männchen allein auf den vier Unterstützungspunkten auf dem Rücken des Weibchens, oder es schafft sich einen fünften, indem der Episternaldorn des Prothorax beinahe auf dem Scutellum des Weibchens ruht. Das Haupt des Männchens ist vorwärts gestreckt mit seitwärts ausstehenden Fühlern; die des Weibchens werden mehr vertikal abwärts gehalten. Die Beine des letzteren werden nahe an den Körper gebracht, nur sind die Hinterbeine oft bogenförmig vorwärts und aufwärts geschlagen.

Fig. 142.



Dyt. marginalis, von unten gesehen. Paarung. Die Parameren sind weit herausgetreten und umklammern die letzten Leibesringe des Weibchens. Nach *Blunck.*

Die Tiere halten sich meistens in den mittleren Wasserschichten auf, leicht auf die Pflanzen gestützt; lange pflegen sie nicht an der Oberfläche zu hängen. Fünf Tage habe ich ein Männchen ununterbrochen auf dem Rücken des Weibchens gesehen. Dann und wann suchen die Tiere

die Oberfläche auf und vertikal hängend atmen sie beide. Ein eigentümliches stunden- oder tagelang dauerndes Liebesspiel beginnt nun. Indem das Männchen bald mit seinem linken, bald mit seinem rechten mittleren Bein auf das Weibchen drückt und gleichzeitig damit, wechselweise mit dem rechten und linken Hinterbein schlägt, taumeln die Tiere schaukelnd und wackelnd vorwärts durch das Wasser. Sie gleichen Schiffen auf hoher See, die von den Wellen seitwärts getroffen werden. Hören die Bewegungen auf, und haben sie sich — überkompensiert wie sie sind — unter ein Blatt gelegt, so sieht man das Männchen sein linkes oder rechtes Bein des mittleren Beinpaares lösen und mit diesem quer über die Furchen des Weibchens streichen. Der Apparat, mit dem es streicht, ist ganz

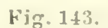
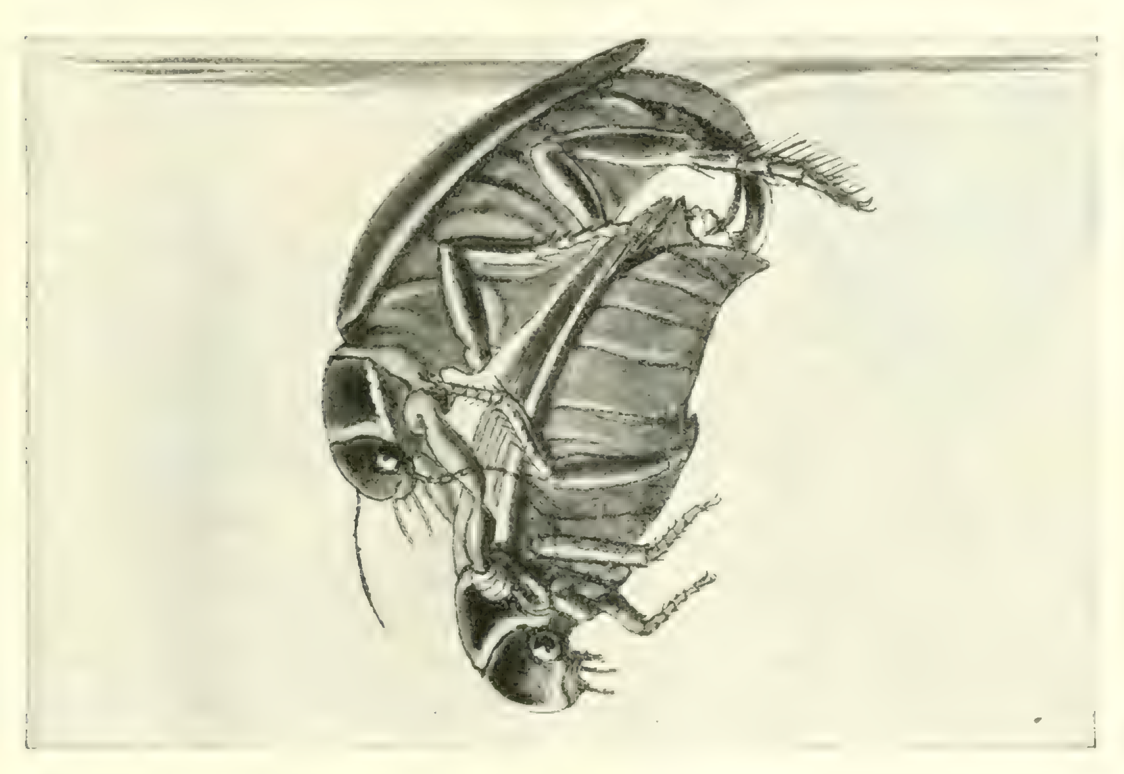


Fig. 143.



Übertragung der Samenmasse in ♀. Tiere von der Seite gesehen, am Wasserspiegel hängend. Nach *Blunck*.

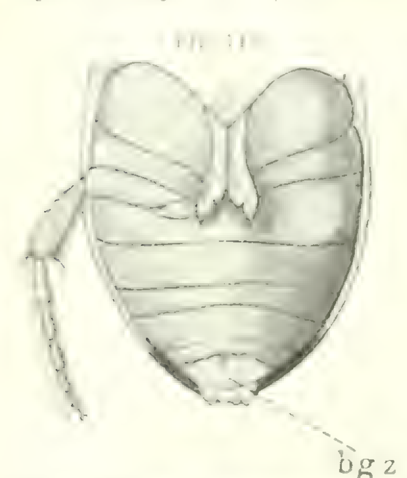
deutlich der Sporn. So lange das Männchen streicht, hört man einen kratzenden Laut, der aus 5—6 gleichartigen Tönen besteht.

Stundenlang kann diese Musik dauern und wird bald mit dem rechten, bald mit dem linken Mittelbein ausgeführt.

Endlich beginnt die eigentliche Paarung. Ohne seinen Halt mit den Vorder- und Mittelbeinen aufzugeben, rutscht das Männchen, indem die Gelenke zwischen den Beinen gebogen werden, abwärts; die drei letzten von einer silberglänzenden Luftblase bedeckten Hinterleibssegmente werden abwärts gestreckt. Wie *Haupt* (1907) angibt, bilden die beiden Rutenklappen des Männchens, die auf der Rückenseite durch eine gelbe, oft silberglänzende Haut verbunden sind, und an den Seiten einen sehr dichten goldglänzenden Haarbesatz tragen, beim Akt einen wasserdichten Verschluß

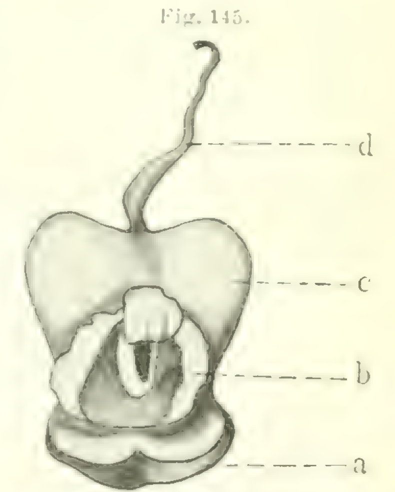
um die weibliche Vaginalöffnung. Der dünne Penis wird dann sehr vorsichtig fühlend in die sehr schmale Vagina eingeführt. Die Hinterbeine des Männchens werden horizontal nach hinten gestreckt und scheinen eine für das Kopulationsorgan führende Rolle zu spielen. Die eigentliche Paarung, die von einer oft einen ganzen Tag dauernden Reihe von vergeblichen Versuchen eingeleitet wird, dauert ca. 15—20 Minuten. In dem einzigen Fall, wo ich wahrscheinlich diese sah, war nicht allein das Abdomen des Männchens stark abwärts gebogen, das Weibchen bog gleichzeitig sein Abdomen aufwärts und die Querspalte zwischen dem 8. und 9. Segment war weit geöffnet. *Régimbart* hat während der Paarung das Männchen mit einer Schere durchgeschnitten, was mir leider nicht gelang. Er hat dann konstatiert, daß die Spermamasse in Gestalt einer Spermatophore (*Blunck*) (Fig. 145) in die Bursa copulatrix eingegossen wird. Ich verweise übrigens hier auf die schöne Beschreibung *Régimbarts* (1875, S. 201; 1877, S. 263).

Fig. 144.



Hinterleib eines *Dytiscus marginalis* mit Begattungszeichen (*bgz*). Nach *Blunck*.

Fig. 145.



Aus der Spermatophorentasche herauspräparierte Spermatophore. *a* das äußere Begattungszeichen; *b* die Partie zwischen dem 8. und 9. Sternit; *c* der von der Spermatophorentasche umschlossene, den Samen beherbergende Hauptteil; *d* in die Vagina sich fortsetzender Samenfaden. Nach *Blunck*.

Wir wenden uns nun von diesen Aquarienbeobachtungen zu den Beobachtungen in der Natur. Wenn man in den Wintermonaten Dytiscidenweibchen mit dem Kätscher aus den Teichen holt, sind sie beinahe alle mit einer weißen Kittmasse (Fig. 144) auf den letzten Bauchsegmenten eingeschmiert. Sobald die Eiablage im Frühjahr beginnt, verschwindet die Kittmasse, und in den Sommermonaten habe ich sie bisher nie beobachtet. Sie findet sich oft in der Literatur erwähnt (*Reiche* 1867, *Régimbart* 1870, S. 46; *Leydig* 1891, S. 41). Die Kalotte soll nach *Régimbart* aus Sperma bestehen, die im Wasser erhärtet. Richtiger ist sicherlich *Leydigs* Angabe (1891, S. 52), daß es die „akzessorischen Geschlechtsdrüsen des Männchens sind, welche ihr Sekret nach außen pressen und daß dieses Sekret dann zur Platte auf dem hinteren Bauchring des Weibchens erstarrt". Das Männchen füllt den weiblichen Ausführungsgang pfropfenförmig und beschmiert auch die ganze Unterseite des letzten Abdominalsegments. Die Tiere können wie früher respirieren und ungehindert geht die Defäkation vor sich; ehe jener Pfropfen entfernt ist, kann eine erneute Paarung aber nicht vor sich gehen. In den Aquarien wird er von dem Männchen wieder entfernt, was sicherlich nicht in der Natur geschieht. Die Tiere überwintern mit der Kalotte; alle die Weibchen, die ich im Dezember und Januar gefangen habe, waren damit

versehen. Im Frühjahr müssen die Weibchen sie entfernen. *Régimbart* (1877. S. 273) hat dies direkt beobachtet, ferner, daß die Weibchen keine Kalotte bekommen, wenn die Paarung im Februar oder März vor sich geht. Die Kalotte ist sehr groß und deutlich bei D. marginalis und dimidiatus; viel kleiner bei punctulatus, wo sie auf einen schmalen Streifen beschränkt ist. Sie soll auch bei Cybister vorkommen: dagegen habe ich sie bei allen übrigen Dytisciden, auch den Acilien vergebens gesucht.

Untersucht man im Oktober bis November die inneren Geschlechtsorgane der Männchen, so sieht man, daß diese einen sehr großen Teil des Abdomens ausfüllen: besonders die Epididymis strotzt von den eigentümlichen Doppelspermien, die von *Auerbach* (1893), *Ballowitz* (1893) zuerst gefunden worden sind. Daß sie erst in der Epididymis gebildet werden, hat *Schäfer* (1907) nachgewiesen. *Voinow* (1903) hat gezeigt, daß Cybister Roeselii zwei verschiedene Arten von Spermatogenese besitzt, „qui conduisent à la formation de deux éspèces de spermatozoides. Ces deux processus ont lieù à des époques differentes de l'année: du mois de février et aux mois de juin." Die Winterspermatogenese, die, soweit mir bekannt ist, noch nicht näher studiert worden ist, ist im Gegensatz zu der Sommerspermatogenese „complétément atypique". Diese eigentümlichen Verhältnisse gelten aller Wahrscheinlichkeit nach nicht für die Dytiscusarten.

Untersucht man in denselben Monaten die inneren weiblichen Geschlechtsorgane, dann findet man diese nur außerordentlich wenig entwickelt: so ist auch das Verhältnis im Januar und Februar. Erst in den letzten Tagen des April beginnen sie recht plötzlich stark zu wachsen und füllen im April und Mai einen sehr großen Teil des Abdomens aus. Die neueren Arbeiten von *Henderson* (1907) und *Schäfer* (1907) geben wichtige Beiträge zur Eibildung bei den Dytisciden, enthalten aber keine Beiträge zu den Fragen, die uns hier beschäftigen.

Von der Fortpflanzungsgeschichte der großen Dytiscen können wir also nun als sichergestellt betrachten, daß die Paarung hauptsächlich im Herbst stattfindet, und daß die Spermatozoen in der Bursa copulatrix des Weibchens lebenskräftig überwintern. Die Eier werden erst im April und Mai reif, und die eigentliche Befruchtung findet dann statt. Eine eigentümliche Erscheinung, die bekanntlich bei weitem nicht allein steht.

Die allgemeine Auffassung in neueren Arbeiten scheint die zu sein, daß die eigentliche Paarung in den März—Juni fällt (*Wanke*, 1904), was gewiß nur teilweise richtig ist. Andere (*v. Scheidt*, 1909) heben jedoch hervor, daß sie Anzeichen für die beginnende Kopulation im Oktober fanden.

Man hat oft die Meinung ausgesprochen, daß für die Männchen der Coitus mit gefurchten Weibchen leichter wäre als mit glatten. Im November setzte ich zwei Weibchen, ein glattes und ein gefurchtes, und ein Männchen von D. marginalis in ein Aquarium. Das Männchen stürzte sich augenblicklich über das gefurchte Weibchen, sicherlich, weil es dieses zuerst spürte. Die Paarung erfolgte und am nächsten Tag trug das Weibchen seine weiße Kalotte; das Männchen saß

noch auf dessen Rücken. Nun wurde das Weibchen in Formalin konserviert. Das Männchen schwamm wütend umher. Um das Weibchen in Formalin zu werfen, brauchte ich nur eine halbe Minute; als ich wieder in das Aquarium sah, wer schildert meine Verwunderung, als ich nun das Männchen in Paarungsstellung auf dem glatten Weibchen bemerkte. Ein schöneres Beispiel dafür, daß diese wenigstens ebenso leicht als die gefurchten ergriffen werden, kann man sich sicherlich nicht verschaffen. Den nächsten Tag trug auch dieses Weibchen ihre weiße Kalotte, und nun wurde es auch konserviert. Es muß noch betont werden, daß, trotzdem ich die Tiere mehrere Stunden beobachtete und ihrem Liebesspiel zusah, ich nie Gelegenheit hatte, das mittlere Beinpaar spielend über die glatten Elythren fahren zu sehen und keinen kratzenden Laut hörte.

Fig. 146.

Eier von *Colymbetes fuscus* auf einem Blatt angebracht. Vergr. 1/1. W.-L.

Die Eiablage der Dytisciden geht jedenfalls auf drei verschiedene Weisen vor sich.

I. Die Eier können auf totes, meistens an der Oberfläche schwimmendes, großblättriges Pflanzenmaterial angeheftet werden (*Colymbetes*, einige *Agabus*- und *Rhantus*-Arten).

II. Die Eier werden in Haufen außerhalb des Wassers entweder zwischen die Rinde niedergestürzter Bäume und Zweige oder in den nur halbnassen Moosrasen der Teichufer abgelegt (*Acilius*).

III. Die Eier werden in Taschen, die im allgemeinen mit dem Stachel gebohrt werden, in lebendes Pflanzenmaterial gelegt (*Dytiscinae*, einige *Agaben* und *Ilybius*).

Wir werden in dem folgenden Beispiele aller dieser drei Modi der Eiablage geben.

I. Die Eiablage bei *Colymbetes, Agabus* und *Rhantus*.

Im Frühjahr, nur wenige Tage nachdem das Eis geschmolzen ist, findet man *Colymbetes fuscus* nahe an der Oberfläche zwischen der verwelkten, halb verwesten Vegetation herumschwimmen, oder er sitzt oft oberhalb des Wassers auf ihr. Auf den langen, gelben, die Oberfläche deckenden *Carex*-Blättern findet man die schwarzbraunen, kurzen und dicken, reihenförmig angeordneten Eier. Oft liegen deren 20 aneinander, wie Perlen an einer Schnur (Fig. 146). Die reihenweise Anordnung findet sich besonders da, wo die schmalen Blätter durch eine Mittelrippe geteilt sind; wo diese, wie die von *Typha* u. a., eine größere Fläche haben, ist die Anordnung unregelmäßiger. Ferner habe ich die Eier in *Hypnum*-Teichen auf den *Hypnum*-Pflanzen so zahlreich gefunden, daß diese ein braunschwarzes Aussehen hatten.

Ganz ähnlich verhalten sich auch viele *Agabus*- und *Rhantus*-Arten. Alle hierher gehörenden Arten legen doch sicherlich ihre Eier nicht frei

auf die Pflanzen ab. Einige bohren sie, wie die Dytiscinae, in Pflanzen hinein.

II. Die Eiablage der *Acilien*.

Mehr als vier Jahre habe ich vergebens nach der Eiablage der *Acilien* gesucht. Alle die folgenden Beobachtungen beziehen sich auf *A. sulcatus; A. cananiculatus* ist hier in Nordseeland recht selten.

Von 1906—1910 sah ich jedes Jahr die *Acilien* im April bis Mai zahlreich in den Versuchsteichen. Mitte Mai erschienen die kleinen Larven, deren Leben und Treiben später leicht zu beobachten war. Alle Bemühungen, die Eier zu finden, waren ganz vergebens; zahllose Pflanzen, worauf ich Weibchen fand, wurden untersucht, nie fanden sich Eier in denselben.

Mehrmals beobachtete ich, daß die *Acilien*-Weibchen oberhalb des Wassers saßen, oft fanden sie sich auf den Moospolstern oder auf den Stämmen und Zweigen, die über das Wasser hingen, herumkriechend oder ganz still sitzend. Besonders im Frühjahr wurden sehr viele trocken sitzende Weibchen bemerkt. Später sah ich, daß schon *Cameron* (1872) ganz dasselbe festgestellt hatte.

Am 26. April fanden sich in einem kleinen Teich wieder mehrere solche; das Moospolster ragte ca. $^1/_2$ *dm* über das Wasser empor, war aber von diesem ganz durchtränkt. Die Tiere saßen zum Teil versteckt zwischen den Mooszweigen (Fig. 147). In einem Abstande von nur 1 *m* beobachtete ich nun ganz schwache, schaukelnde Bewegungen der Tiere; eins wurde entfernt und indem ich die Zweige vorsichtig auseinander nahm, sah ich einen kleinen Eierhaufen von ca. 20 hellgelben Eiern. Merkwürdigerweise lagen aber diese ca. 1 *cm* tiefer als der Platz des Tieres. Ein solches wurde dann eingefangen und das Abdomen vorsichtig zwischen den Fingern gedrückt. Zu meiner größten Verwunderung schoß dann ein ca. 1 *cm* langes, weiches Organ beinahe ebenso lang wie die Elythren aus dem Abdomen heraus. Hörte der Druck auf, so zog das Tier den Stachel wieder ein. Die Sache lag nun ganz klar. Jahraus jahrein hatte ich die eierlegenden *Acilien* gesucht und wiederholt angetroffen. Alle die trocken liegenden auf Zweigen und Moospolstern sitzenden *Acilien* sind unzweifelhaft eierlegende Individuen gewesen. Ich hatte die Verhältnisse so lange mißverstanden, weil mir der Gedanke, daß eine *Dytiscide* ihre Eier außerhalb des Wassers legte, nicht eingefallen war. Viel merkwürdiger als der Modus der Eiablage, war das Organ, womit diese vor sich geht. Man findet nämlich nicht wie bei dem Genus *Dytiscus* und dem

Fig. 147.



Acilius sulcatus-Nest. Eier in Hypnumpolster. W.-L.

nahestehenden *Graphoderes* einen messerförmigen Stachel, womit das Tier Ritzen in das Pflanzengewebe schneidet, sondern ein ganz weiches, fingerförmiges, biegsames Organ, das anscheinend von dem Stachel der oben genannten Genera völlig verschieden ist. *Böving* hat mir später gezeigt, daß schon *Stein* (1847) dieses gesehen hat.

Die Beobachtung wurde nun weiter verfolgt, bestätigt und am 2. Mai wurden die *Acilien* am gleichen Orte wieder eierlegend gesehen und schöne Präparate von Eiernestern angefertigt. Am 5. Mai ging ich zu meinen Versuchsteichen und beobachtete die Stelle genau, an der ich nun in den Jahren 1906—1910 jährlich im April die Imagines, im Mai bis Juni die anwachsenden Larven gesehen hatte. Hier lag ein alter Birkenstamm, worauf ich jedes Jahr, um das Wasserleben besser studieren zu können, gestanden hatte. Das Moos der Rinde wurde entfernt; darin waren jedoch keine *Acilien*-Eier. Als ich aber die Rinde, die sehr lose war, abschälte, stürzten sich nicht weniger als acht *Acilius*-Weibchen ins Wasser; die ganze Innenseite der Rinde und des Stammes selbst war buchstäblich mit gelben Eierhaufen übersät; in losen und regelmäßigen Haufen lagen ca. 700—800 Eier (Fig. 148). Hier und da krochen kleine eben ausgeschlüpfte *Acilius*-Larven, die, ins Wasser gebracht, munter umherschwammen. Der Stamm lag mit dem einen Ende im Wasser, das andere auf dem Lande; die Eierhaufen fanden sich ca. $^3/_4$ *m* von der Wasseroberfläche. Die Tiere waren zwischen den Splint und die recht lockere Rinde gekrochen.





Eier von *Acilius sulcatus* auf der Unterseite von Baumrinde angebracht. Vergr. $^1/_1$. *W.-L.*

Am 6. Mai wurde ein trefflicher Beobachtungsort gefunden. In einem ganz kleinen Teich lag ein einziger großer Stein, um welchen zirka 15 *Acilien*, merkwürdigerweise alles Männchen, eifrig umherschwammen. Der Stein war durch Gras und lockere Erde auf der einen Seite mit dem Lande verbunden; hier fanden sich 5—6 eierlegende *Acilius*-Weibchen; einige saßen auf dem Grase, mehrere aber zwischen den Wurzeln und dem Auge vollständig verborgen. Ich beobachtete die Tiere 3 Tage nacheinander mehrere Stunden. Sie waren von ihrem Brutgeschäft so in Anspruch genommen, daß sie glücklicherweise von mir keine Notiz nahmen; mehrmals war ich ihnen so nahe, daß ich sie mit der Lupe beobachten konnte.

Es geschah oft, daß die Weibchen ganz plötzlich die Eiablage abbrachen und ins Wasser stürzten; dann wurden sie augenblicklich von den Männchen ergriffen, ein Kampf entstand, und in Klumpen von 5—6 Individuen tummelten die Tiere sich im Wasser, dann folgte eine Paarung, und das Weibchen kehrte zu dem Ufer zurück.

Wenn das Weibchen einen geeigneten Platz gefunden hat, sieht man den Stachel aus der Spitze des Abdomens treten; es scheint, und so war auch meine Auffassung, daß er wie das Atemrohr der *Eristalis*- oder *Ptychoptera*-Larve aus- und eingezogen werden kann; dies ist unrichtig; der Stachel wird auf ganz gleiche Weise ausgeschoben, wie bei den übrigen *Dytiscinae*.

Die Nester enthielten meistens 30—50 Eier; oft lagen auch Eier ganz vereinzelt zwischen den Wurzeln verstreut. Bis zum 20. Mai wurden nun überall an den Teichen *Acilius*-Eier gefunden. Es steht also fest, daß die Tiere ihre Eier oberhalb des Wassers in Moorpflanzen, zwischen den Graswurzeln, in feuchter Erde, unter der Rinde ins Wasser ragender Zweige absetzen.

III. Die Eiablage der *Dytiscinae*-, *Ilybius*- und einiger *Agabus*-Arten.

Die Eiablage des Genus *Dytiscus* ist sehr oft beobachtet worden. Die Eier werden immer in lebende Pflanzen, in deren mesenchymatisches Gewebe eingebohrt. Die Pflanzen sind sehr verschieden: *Iris*, *Glyceria spectabilis*, *Ranunculus lingua*, *Typha angustifolia* und *latifolia*, *Alisma plantago* u. a. Die Pflanzenteile, die die Eier beherbergen sollen, sind beinahe immer vertikal gestellt und die, welche gewählt werden, immer kräftig, weil sie das Gewicht der schweren Käfer während der Eiablage tragen und denselben, ohne sich zu biegen, feste Stützpunkte liefern müssen.

Mehrmals und immer in den Morgenstunden habe ich in der Natur die Tiere bei der Eiablage überrascht. Im allgemeinen sitzen die Weibchen mit dem Kopfe aufwärts; die starken Klauen sind, indem sie die Pflanzen mit den beiden vordersten Beinen umklammern, in das Gewebe eingeschlagen; die hintersten hängen frei herab. Man sieht, daß das Abdomen auf und nieder geht. Den Stachel kann man natürlich nicht sehen. Um eine Eiloge zu verfertigen und ein Ei zu legen, braucht das Tier nur 1—2 Minuten, dann rutscht es ein wenig auf oder nieder und macht eine neue Eiloge. Das Ei wird immer ca. 2—3 *mm* hinter der Öffnung angebracht, und die Ränder der Narbe schmiegen sich so dicht aneinander an, daß das Wasser nicht hineindringt; das Ei liegt immer trocken. Ganz zweifellos kommt die Eiablage in der Weise zustande, daß das Tier das Loch mit dem Stachel bohrt. Wenn der Stachel das lockere Gewebe durchstochen hat, tritt die Vulvatube aus dem Stachel heraus, schneidet durch Druck mit der scharfen Unterkante das Gewebe entzwei und erweitert dadurch das Loch; dann wird das Ei gelegt.

Die Taschen, welche die Eier enthalten, sehen überall gleichartig aus; oberhalb findet sich eine ca. 5 *mm* lange Öffnung, von der aus sich abwärts eine 10—15 *mm* lange und 4 *mm* breite Höhle hineinsenkt. Die Eilogen

sitzen gewöhnlich reihenweise übereinander, oft in einer Anzahl von 8 bis 12 (Fig. 149—150).

Wo man es mit Blättern wie bei *Iris* und *Glyceria* zu tun hat, wird das Blatt oft mit zwei Reihen versehen; die Löcher sind gern längs der Mittelrippe des Blattes angebracht. Indem das Ei wächst, wölbt sich das Blatt polsterförmig darum empor; die Wölbung ist immer an der Innenseite der reihenden Blätter, da, wo sie am dünnsten sind, am stärksten.

Die Eier werden nicht in den Eilogen mit einer Kittmasse fixiert; sie sind mit zwei Eihäuten versehen; die äußere, die recht dick und bräunlich ist, schmiegt sich eng an die Wände der Eihöhle an und zerreißt, wenn man diese öffnet. Sie ist eigentlich als eine Bekleidung der Loge anzusehen. In dem einen Ende ist sie oft mit einem kleinen, oben zugespitzten, an den Rändern gezackten Kopf ausgestattet. Die innere Eihau ist außerordentlich dünn.

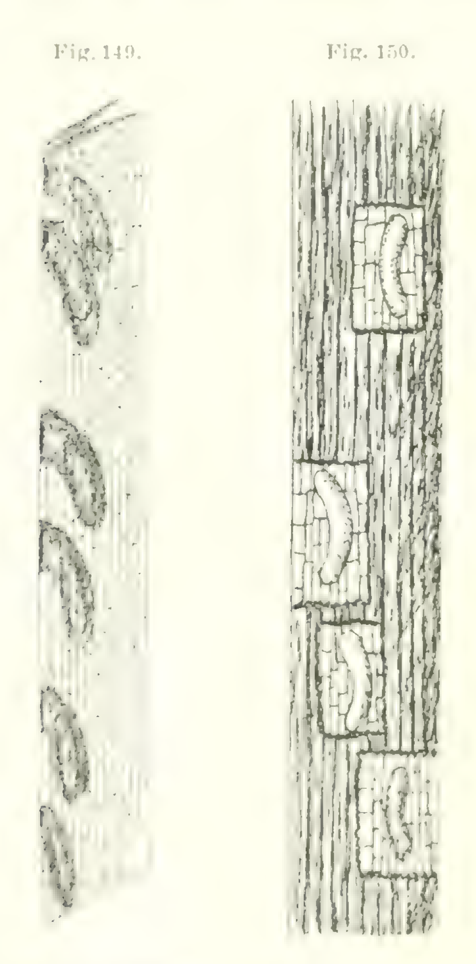


Fig. 149. Irisblatt mit Eilogen von *Dytiscus*; von der Seite gesehen. Vergr. 1/1. *W.-L.*

Fig. 150. Typhablatt, die Eilogen geöffnet, so daß man die Dytiscuseier sieht. Vergr. 1/1. *W.-L.*

Oft findet man 10—12 Eier auf einem *Iris*-Blatt, welches dann mit seinen vielen hervorgewölbten Eilogen ein ganz bizarres Aussehen hat. In die Blattstiele der *Alisma* werden die Eier so tief versenkt, daß man bei einer äußeren Untersuchung nur schwer ahnen kann, daß sie *Dytiscen*-Eier beherbergen; sie können hier in sehr großer Menge vorkommen, ca. 30—40 in einem Blattstiel. Die Pflanzen leiden dabei sehr. In mehreren Seen Nordseelands werden besonders die *Alismen* im Frühjahr so stark mit *Dytisciden*-Eiern beladen, daß die ganze Ufervegetation im Mai ein recht abgewelktes Aussehen bekommt; bald sprießen neue Blätter hervor und diese werden jedenfalls nur in geringem Grade von *Dytisciden* gebraucht.

Hydaticus. Im Monat Mai werden die *Alismen* von Eiern, die nur halb so groß wie die der *Dytiscen* sind, belegt. Beobachtet man die Pflanzen, so sieht man, wie 10—20 *H. transversalis*, dazwischen auch vereinzelte *H. seminiger* auf den Blattstielen sitzen oder um die Pflanzen herumschwimmen. In den Blattstielen finden sich Löcher, oft 10—12, häufig reihenweise übereinander angeordnet (Fig. 151—152). Die Eier liegen verstreut in dem silberglänzenden Pflanzengewebe; oft in so großer Menge, daß jeder freie Platz verwendet ist. Ganz augenscheinlich bekommt jedes Loch nicht nur

ein Ei, sondern viele Eier werden von einem einzigen Loch aus in das Gewebe eingesenkt. Am 2. Mai wurden schon die ersten Eier gefunden, am 21. Mai fanden die Imagines sich überaus häufig. Paarung und Eiablage waren allgemein. Die ersten Larven schlüpften am 30. Mai aus.

Graphoderes. In einer Ecke einer der Teiche nahe am Frederiksborg stehen zahlreiche *Hottonia palustris,* deren fein zersplitterte Blätter sich in dem seichten Wasser ausbreiten; die Blütenstiele mit den schönen



Fig. 151. *Alisma*-Blattstiel mit Narben von *Hydaticus.* Vergr. 1/1. W.-L.

Fig. 152. Derselbe durchgeschnitten, so daß man teils die Narben, teils die Eier sieht. Vergr. 1/1. W.-L.

Fig. 153. Fig. 154. *Graphoderes bilineatus.* *Hottonia*-Stengel mit Eiern und Larven; links der Stengel aufgeschnitten, so daß man die Eier sieht; rechts Stengel mit auskriechenden Larven. Vergr. 1/1. W.-L.

roten Blüten ragen ungefähr 2 *dm* über den Wasserspiegel empor. In den ersten Tagen vom Juni waren viele Blütenstiele mit reihenförmigen Löchern versehen; der Stiel ist hohl. und wenn man ihn aufschneidet, findet man um die Löcher Eierpakete angeordnet. Wenn die Entwicklung ein wenig vorgeschritten ist und die Augen angelegt sind, sieht man, daß die Eier immer in der Weise in den Eierhaufen angebracht sind, daß die Köpfe der Larven sich gegen das Loch wenden; durch den unverletzten weißgelben Stengel, der halb durchsichtig ist, schimmern die Eierpakete als dunklere Querbänder hindurch (Fig. 153—154). Die Pflanzen wurden in Aquarien gebracht, und am

20. Juni krochen die ersten Larven aus. Obwohl diese den *Acilius*-Larven, besonders in den ersten Stadien, außerordentlich gleichen, können sie doch wegen ihrer nicht zerklüfteten Ligula leicht von den letztgenannten unterschieden werden. Mehrmals sah ich, daß die Larven aus den Löchern krochen; befanden diese sich unterhalb des Wassers, so standen die Larven wenige Sekunden aufrecht, indem sie das Abdomen durch das Loch steckten; ein wenig später schwammen sie lebhaft umher. Waren die Löcher oberhalb des Wassers angebracht, dann wanderten die Larven allerdings äußerst beschwerlich mit großen Krümmungen des Körpers, bis sie das Wasser erreichten, abwärts. Ehe die Larven ausschlüpfen, sieht man sie langsam in dem Hohlraum des Stengels sich auf- und abwärts bewegen.

Die Tiere legen ihre Eier aber nicht allein in Pflanzen ab. Schon 1905 hatte ich in einem Aquarium mehrere Eierkokons von *Hydrophilus piceus* untergebracht, einer dieser Kokons ergab zu meiner großen Verwunderung nicht *Hydrophilus*-Larven, sondern *Graphoderes*-Larven; weil ich nur die Blätter um den Kokon untersuchte, konnte ich die Eier nicht finden. Im Juni 1912 wurden in einem kleinen Moor (Lystruphegn, Nordseeland) zahlreiche *Hydrophilus piceus*-Kokons gefunden; nicht weniger als sieben waren mit zahlreichen unregelmäßigen Löchern versehen. Aufgeschnitten zeigten sie, daß sie wohl die *Hydrophilus*-Eier enthielten, gleichzeitig aber lagen vier Haufen von kleinen Eiern in der Peripherie der *Hydrophilus*-Eierhaufen. In den Aquarien ergaben diese Eier immer *Graphoderes*-Larven; jeder Kokon enthielt ca. 40—50 *Graphoderes*-Eier. Sowohl die Eier von *Hydrophilus* und die von *Graphoderes* entwickelten sich, die ersten immer früher als die letztgenannten. Die *Hydrophilus*-Larven blieben einige Stunden oder einen Tag, nachdem sie ausgeschlüpft waren, in dem Kokon, schadeten aber den *Graphoderes*-Eiern nicht. Die *Graphoderes*-Eier sind demnach als *Inquilinen* in den *Hydrophilus*-Kokons anzusehen.

Einige *Agabus*- und *Ilybius*-Arten legen die Eier wie die *Dytiscinae* ab.

Ilybius. Die Eier werden in Stengeln der *Potamogeton* versenkt, sind aber außerordentlich schwer zu beobachten, weil äußerliche Verletzungen sich nicht finden. Nur wenn man junge Stengel gegen das Licht hält, kann man die weißen, gedrungenen Eier als dunklere Punkte in dem Achsenteil der Stengel entdecken. In der Natur habe ich die Eier nicht finden können. In der *Potamogeton*-Region meiner Versuchsteiche finden sich aber keine anderen Pflanzen. Setzt man im Juli oder August *Ilybius fenestratus*, die man oft in einer Anzahl von 10—12 in einem Fange bekommen kann, in ein mit *Potamogeton natans* bewachsenes Aquarium, so beginnen die Tiere bald die Stengel mit Eiern zu belegen.

Agabus. In einem kleinen Teich wurde eine *Agabus*-Art über den *Hypnum*-Rasen, der nur mit wenigen Zentimetern Wasser bedeckt waren, in größerer Anzahl beobachtet. Bei vorsichtiger Untersuchung der *Hypnum*-Pflanzen zeigte es sich, daß mehrere der zusammengebogenen Blätter ein steiferes und mehr weißliches Aussehen hatten, als die übrigen (Fig. 155—156).

Wurden sie gespalten, so sah man ein kleines, weißes Ei in dem Blatt liegen. Das Ei war nur zweimal länger als breit und gab später eine *Agabus*-Larve.

In einer bestimmten Ecke des Funkenteiches wurden in den Jahren 1909—1911 Mitte Juni die *Ranunculus lingua*-Stengel mit zahlreichen ca. 2 *mm* langen und beinahe ebenso breiten Narben versehen gefunden. In diesen Narben fanden sich kurze, elliptische Eier. Die Pflanzen standen beinahe trocken im tiefen, schwarzen Schlamm von *Fontinalis* umgeben und von großen Buchen überschattet. Die Narben saßen nur auf den ersten drei Stengelgliedern, dann und wann auch auf den weißen Wurzeln

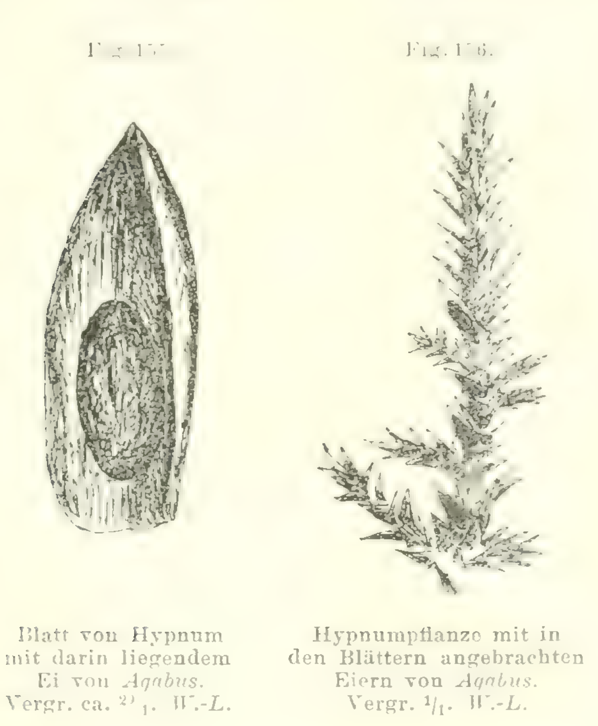


Fig. 155. Blatt von Hypnum mit darin liegendem Ei von *Agabus*. Vergr. ca. 20/1. *W.-L.*

Fig. 156. Hypnumpflanze mit in den Blättern angebrachten Eiern von *Agabus*. Vergr. 1/1. *W.-L.*

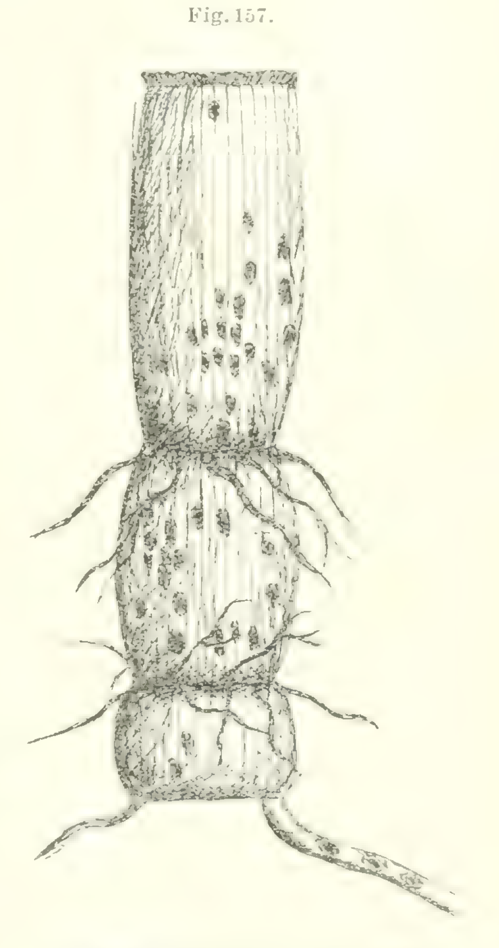


Fig. 157. *Ranunculus lingua*, die drei letzten Glieder mit Narben von *Agabus sp.* Vergr. 1/1. *W.-L.*

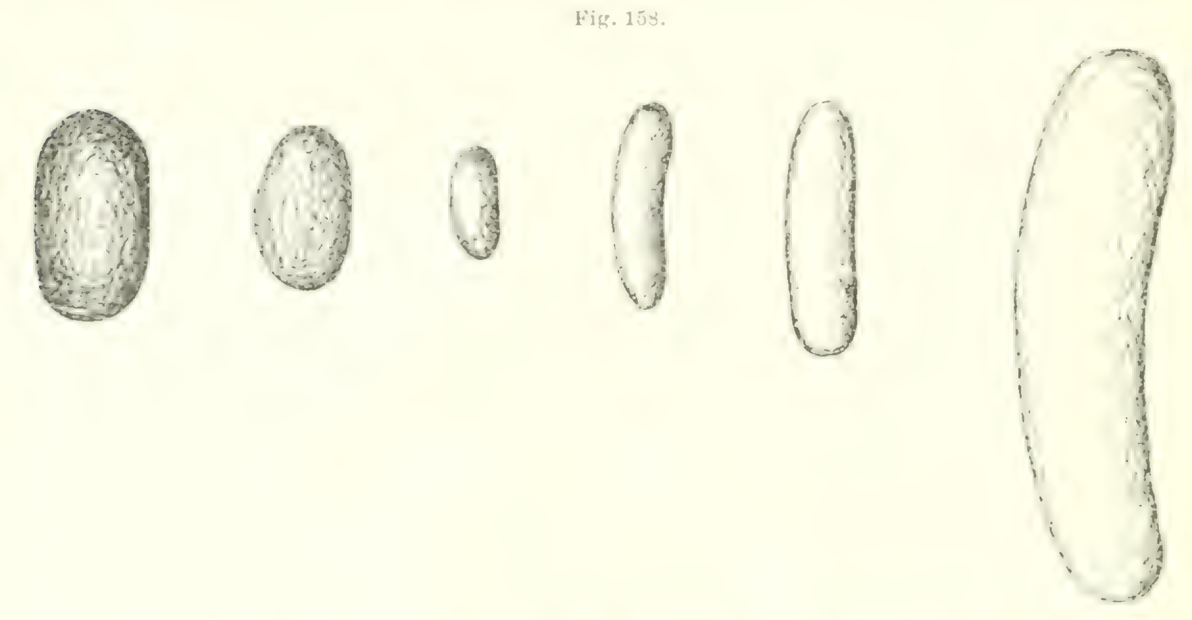
(Fig. 157). Die Eier ragten durch die Wände mehr oder weniger frei in das Lumen der Stengelglieder hinein. Sehr viele Eier waren von Schlupfwespen angegriffen. Die Larven kamen im August hervor.

Der Modus der Eiablage von mehreren wohlbekannten Formen, z. B. *Cybister*, ist noch ganz unbekannt.

Es ist einleuchtend, daß der Ovipositor bei den Arten, die ihre Eier an Pflanzen aufkleben, von denjenigen, die ihre Eier in Löcher, die sie mit dem Ovipositor bohren, einsenken, ganz verschieden sein muß, auch daß derselbe bei *Acilius* einer von den beiden anderen völlig verschiedenen Bau haben muß (Fig. 158). Selbst eine ganz flüchtige Beobachtung zeigte mir, daß dies auch der Fall war. Ich verfertigte daher ziemlich viele Präparate, und auf meinen Wunsch erklärte Dr. *Böving* sich bereit, die vergleichende anatomische Untersuchung über den Ovipositor der dänischen Dytisciden anzustellen. Von seiner Arbeit sind die folgenden Seiten (S. 232—237) ein kurzes von ihm geschriebenes Referat. Es ist ganz natürlich, daß dieser

Abschnitt vielen nicht so unmittelbar zugänglich ist, wie der übrige Artikel. Wenn ich gewünscht habe, daß er mitgenommen werden sollte, ist es, weil *Börings* anatomisch-morphologische Untersuchung mit meinen biologischen Studien kombiniert, teils die große Übereinstimmung zwischen Bau und Funktion eines Organs, teils das in Übereinstimmung mit Funktionswechsel folgende beinahe unglaubliche Variationsvermögen eines solchen

Fig. 158.

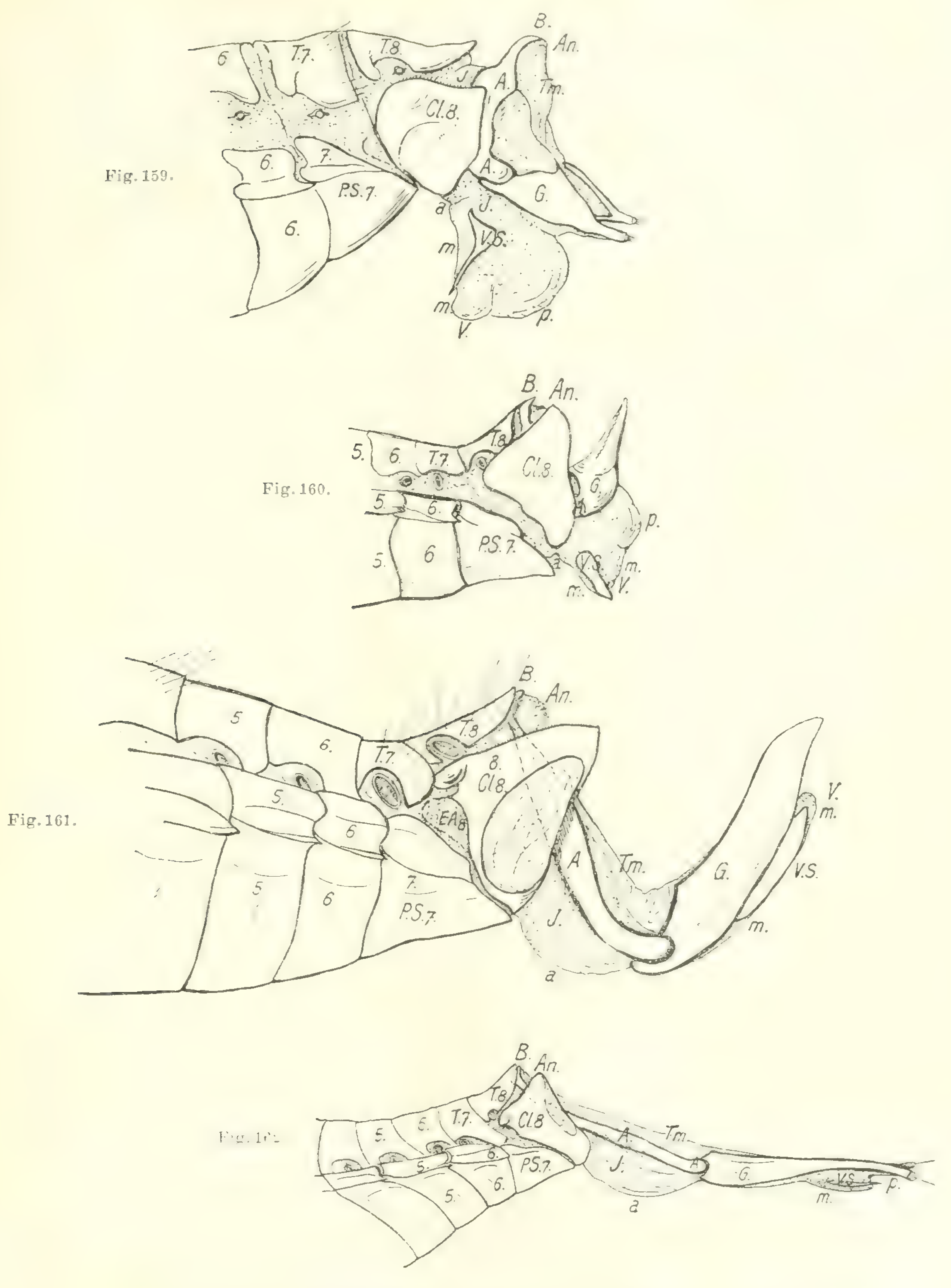


Eier von *Colymbetes, Agabus, Ilybus, Hydaticus, Acilius, Dytiscus.* W.-L.

Organs auf das deutlichste zeigt. Um dieses zu verstehen, werfe man nur einen Blick auf die vier mitgegebenen Figuren.

1. Allgemeine Beschreibung des Ovipositors.

„Morphologisch gesehen ist der Ovipositor der *Dytisciden* aus Elementen gebildet, die teils der Intersegmentalhaut hinter dem achten Abdominalsegmente angehören, teils einem (möglicherweise mehr als einem) stark umgebildeten Abdominalsegment hinter dem vorhergehenden achten. Der Ovipositor hat nicht dasselbe Aussehen bei allen *Dytisciden*, sondern variiert nach den verschiedenen Arten, auf welche das Eierlegen stattfindet. Dennoch ist er bei allen aus denselben fundamentalen einzelnen Teilen zusammengesetzt, so daß ein jeder Ovipositor der Gattungen an sich als Typus dienen kann. Aus praktischen Gründen wird die folgende Analyse doch vorzugsweise der Ausbildung gedenken, die wir bei der Gattung *Agabus* antreffen, denn sie repräsentiert ein Zwischending zwischen dem mehr primitiven Typus, z. B. bei *Hydroporus* und dem stark geänderten Typus, bei *Dytiscus* zum Beispiel. — Der Ovipositor ist aus verschiedenen gegenseitig beweglichen Chitinstücken und weichhäutigen Partien aufgebaut. Von diesen Chitinstücken sind zwei Sätze zuerst hervorzuheben. Ein ungepaarter Satz, der die Form der Gabel eines Fahrrades darbietet und der aus einem Gipfelstück *(B)*, von welchem ein Armpaar *(A)* ausgeht, besteht. Das Gipfelstück ist klein, aber aus starkem, dunklem Chitin gebildet; die



Die letzten Abdominalsegmente von *Agabus, Ilibius, Dytiscus* und *Acilius*. Ovipositor ausgezogen. Siehe Text. Original von *Böving*.

Arme, die auch hart chitinisiert sind, sind dick, solid, und, wenn der Ovipositor hervorgeschoben ist, abwärts und ein wenig nach hinten gerichtet. Der andere Satz Chitinstücke ist homolog mit dem, was *Stein* seit langem

bei sämtlichen *Coleopteren* unter dem Namen „Vaginalpalpen" beschrieben hat. Dieser Name wird hier mit dem klareren „Genitalklappen" *(G)* umgetauscht. Diese Klappen sind gepaart, nach hinten gerichtet und durch Artikulationen mit dem ventralen Ende der Arme verbunden. Die Form variiert sehr bei den verschiedenen Gattungen. Die Intersegmentalhaut *(I)* hinter dem achten Segment ist groß und am merkwürdigsten umgebildet, übereinstimmend mit der besonderen Rolle, welche sie während der Einziehung und Ausstoßung des Ovipositors spielt. In der Ruhe ist der größte Teil derselben in den Körper hineingestülpt wie ein Sack, in welchem der zusammengeschlossene Ovipositor sich verbirgt. Wenn aber das Eierlegen stattfinden soll, wird sie nach außen gepreßt und fungiert dann als ein muffenähnliches, weichhäutiges Verbindungsstück zwischen dem Körper und dem Legestachel. Ventral kann man diese Intersegmentalhaut in eine vordere Partie *(a)* unter der Gabel, eine mittlere *(m)* und eine hintere *(p)*, beide unter den Genitalklappen, teilen. In der mittleren Partie öffnet sich die Vulva *(v)*, und in der Haut an jeder Seite der Vulva finden sich ein paar Vulvarsklerite *(Vs)* eingelagert. — Der Ovipositor besteht somit aus: 1. der Gabel mit Gipfelstück und Armen; 2. den Genitalklappen; 3. der Intersegmentalhaut, die ventral mit 4. den Vulvarskleriten ausgestattet ist. Außer der sehr differenzierten Intersegmentalhaut gibt es ein anderes großes weichhäutiges Feld im Ovipositor, das terminale Hautfeld *(Tm)*, von der hinteren Kante der Gabel und dem dorsalen Rande der Genitalklappen umgeben. Dieses Terminalfeld ist der hinterste Teil des Abdomens. Dorsal findet man hierin den Anus *(An)* an der Spitze einer kleinen Warze. Das Feld wirkt wie ein Kissen, gegen welches der zusammengeschlagene Ovipositor gedrückt und dadurch beschützt werden kann. Direkte Bedeutung für das Eierlegen hat das Feld aber nicht.

Das siebente und achte Abdominalsegment, das unmittelbar vor dem Ovipositor liegt, wirkt ganz oder teilweise als Hilfsorgan bei der Pro- und Retraktion. Die Rückenschiene des achten Abdominalsegments *(T 8)* und die Bauchschiene *(P 8 7)* des siebenten sind nagelförmig und weichhäutig am Rande; sie können zusammengedrückt werden, um den retrahierten Ovipositor zu decken und zu beschützen. Ferner ist die Bauchschiene des achten Segments vermittelst einer sehr tiefen medianen Furche in 2 Klappen geteilt, die Kloakenklappen *(Cl 8)*, welche nur unten und vorne zusammenhängen als eine Art von Ligament. Vorn ist jede Kloakenklappe mit einer großen, dreieckigen Endoapophyse versehen *(EA 8)*. Zwischen dem siebenten und achten Segment ist die Intersegmentalhaut groß und kann heraus- und hereingeschoben werden, was sowohl dem achten Segment selbst als auch dem Ovipositor große Bewegungsfreiheit gibt (Fig. 159—162).

2. Die spezielle Anpassung des Ovipositors bei den verschiedenen Gattungstypen.

Nachdem wir nun Rechenschaft von der allgemeinen Morphologie des Ovipositors und seiner Hilfsorgane abgelegt haben, sollen einige beson-

dere Abänderungen des Ovipositors besprochen werden. Sie erscheinen als Anpassungsphänomene an die sehr ungleichen Arten, auf welche die Ovoposition bei den verschiedenen Gattungen stattfinden kann und sind oft sehr beträchtlich.

A. Im großen und ganzen gilt als Regel, daß bei den Gattungen *(Colymbetes, Rhantus)*, die nur die Eier auswendig auf submerse Pflanzenteile legen oder *(Agabus)* sie in leicht zugängliche Pflanzenteile, wie in Hypnumblätter oder halbwegs in die Stengel des *Ranunculus lingua* zum Beispiel hineinbohren oder sie ganz inwendig in spröden Stengeln unterbringen (z. B. *Ilybius* in *Potamogeton*-Stengeln): bei allen diesen bilden die Vulvarsklerite einen kurzen, scharfen Stachel, mittelst dessen die Vulvarregion während des Eierlegens fixiert wird oder die Gewebe aufgeritzt werden. Ferner ist die vordere Partie der Ventralhaut (d. h. der ventrale Teil der Intersegmentalhaut hinter dem achten Segment) kurz und straff, wogegen sowohl die mittlere als die hintere groß und angeschwollen sind. Bei einigen ist die Vulva nach hinten, bei anderen nach abwärts oder gar vorwärts gerichtet.

Bei *Colymbetes*, *Rhantus* und *Platambus* sind die Genitalklappen ein paar plumpe, langgestreckte, ovale, dunkelfärbige Anhänge, die an der Spitze ein helleres Feld mit Sinneshaaren haben. Bei *Agabus* sind sie flach, beinahe dreieckig, dunkel chitinisiert und nach hinten in einen stielförmigen Prozeß ausgezogen, welcher, wie bei den obigen Gattungen, ein weichhäutiges Feld mit Sinneshaaren darbietet. Sicherlich fungieren die Genitalklappen bei allen diesen Gattungen als Fühlorgane. Bei *Ilybius* endlich sind die Genitalklappen sehr abweichend: dick und aufrecht stehend, stark chitinisiert bis an die Spitze, die scharf ist und ohne Sinneshaare; des weiteren sind sie sägeförmig ausgeschnitten längs der distalen Hälfte der Dorsalkante. Bei diesem Typus können sie nicht Fühlorgane sein, sind aber zweifelsohne bei der Einbohrung der Eier in den *Potamogeton*-Stengel behilflich. Aller Wahrscheinlichkeit nach werden sie dicht aneinander gelegt, so daß sie als ein einzelnes Instrument wirken; denn eine solche Bewegung findet nämlich statt, wenn der Ovipositor gewaltsam aus einem soeben getöteten Tiere herausgedrückt wird. So lange die Genitalklappen in Wirksamkeit sind, ist die Ventralhaut mit den Vulvarskleriten wahrscheinlich unter sie hinauf gefaltet, wenn aber die Bohrung zu Ende ist, werden die Sklerite gesenkt und können wohl mit ihrem unteren Rande eine Art von Tasche vor dem ausgebohrten Loch ausschneiden und in dieser Tasche werden dann die Eier untergebracht.

B. Im Gegensatze zu der eben erwähnten Gruppe von Gattungen haben wir eine andere Gruppe, zu welcher *Dytiscus*, *Hydaticus*, *Graphoderes* und *Noterus* gehören. Bei diesen ist die Ventralhaut *(I)* immer in eine sehr große vordere Partie *(a)* und eine wurstförmig verlängerte mittlere Partie *(m)* geteilt, wogegen die hintere Partie *(p)* nur wenig entwickelt ist. Die Vulva *(V)*, die am Ende der verlängerten mittleren Partie sitzt,

ist immer nach hinten gekehrt und die Vulvasklerite *(VS)* liegen als ein paar, unten scharfschneidige Schienen dicht aneinander. Die Genitalklappen *(G)* sind flach, auf die Kante gestellt; hinten sind sie spitz und begegnen sich längs der Rückenkante; zusammen bilden sie eine Scheide mit scharfem Rücken oder sind mehr pfriemenförmig; längs der Unterseite befindet sich ein Falz, der an der inneren Seite mit der hinteren Partie der Ventralhaut bekleidet ist. Die Genitalklappen sind länger als die wurstförmige Vulvarregion, und diese ist mit ihren Vulvaskleriten während der Ruhe in den Falz hineingeschlagen.

Der ganze Ovipositor ist ein vorzüglicher Stech- oder Bohrapparat, durch welchen die Eier tief in submerse Pflanzenteile hineingeführt werden (bemerke jedoch die besonderen Verhältnisse, die das Eierlegen des *Graphoderes* darbieten können). Am besten ist die Einbohrung der Eier bei *Dytiscus* bekannt. Hier findet die Einbohrung in der Weise statt, daß die Genitalklappen mit den hineingeschlagenen Vulvaskleriten ein Loch in das feste Pflanzengewebe hineindrücken und hineinschneiden; dann werden die Vulvaskleriten ausgeschlagen, während der Stachel in dem Loche sich befindet, und sie schneiden nun mit der Unterkante eine Tasche aus, in welche das Ei gelegt wird.

C. Bei *Acilius*, der die Eier in einem ungeordneten Haufen auf die Moosschicht oder unter die Rinde abgebrochener Zweige auf feuchtem Boden legt, finden wir einen Ovipositor, dessen ganzer Bau dieser Art der Eiablage angepaßt ist. Er ist sehr abweichend gebaut, sondenförmig verlängert und aus hellem, sehr biegsamem Chitin gebildet. Dennoch sind die Grundelemente, aus welchen er zusammengesetzt ist, genau dieselben, wie bei den anderen Gattungen der Wasserkäfer. Die Arme *(a)* und die Genitalklappen *(G)* sind schlank und der Winkel zwischen ihnen so stumpf, daß er sich 180° nähert. Distal sind die Genitalklappen in der Dorsalkante zu einem langen, ungepaarten, flachen und elastischen Stabe zusammengewachsen; dieser Stab springt nach hinten frei hervor und endigt in einem kurzen, doppelt gespaltenen Fortsatz. An der Spitze von jedem dieser so gebildeten zwei Äste findet sich ein kleines weichhäutiges Feld mit einem einzelnen Sinneshaare, und das Organ ist zweifellos ein Fühlorgan ganz wie bei *Agabus* und seinen Verwandten. In der starken Entwicklung der vorderen Partie der Ventralhaut finden wir dagegen Ähnlichkeit mit dem *Dytiscus*-Typus; von diesem aber weicht *Acilius* darin ab, daß die mittlere Partie *(m)* der Ventralhaut nicht wurstförmig verlängert, sondern recht ligament-ähnlich ist. Die Vulva ist nach hinten gerichtet, die Vulvasklerite sind gepaart, schwach chitinisiert und nur mit einer kleinen Spitze versehen; die hintere Partie der Ventralhaut bildet eine unter dem gabelförmigen Fortsatz straff sitzende Bekleidung. Der Terminalteil des Hinterleibes *(Pm)* ist ungewöhnlich lang und schmal, um die langen und schmalen Genitalklappen aufnehmen zu können, wenn der Ovipositor retrahiert werden soll.

3. Der Mechanismus, durch welchen der Ovipositor pro- und retrahiert wird.

Der Ovipositor wird nur während des Eierlegens protrahiert, ist aber sonst immer retrahiert und im Abdomen versteckt. Der Pro- und Retraktionsmechanismus ist recht kompliziert und verschiedene Faktoren machen sich geltend. Die Chitinstücke des Ovipositors sind gut angepaßt, was Form und Größe betrifft. Er ist sehr beweglich. Die Intersegmentalhaut hinter dem siebenten und achten Abdominalsegment ist elastisch und läßt sich ohne Schwierigkeit falten oder umstülpen. Die Kloakenklappen wechseln leicht ihre Stellung, und mit jeder Verschiebung ändert sich natürlich auch der Platz der Endoapophyse, ein Verhalten, das von großer Wichtigkeit ist. Denn von der Endoapophyse gehen die zwei größten Muskelbündel des Ovipositors aus, das eine nach dem obersten Teile, das andere nach dem Ende der Gabelarme, und diese Muskeln sind imstande — was ein vermutlich bisher alleinstehender Fall im Tierreich ist —, ihre Funktion so zu wechseln, daß sie bald als Retraktoren, bald als Protraktoren der Gabel wirken, je nachdem die Endoapophyse sich vorn befindet oder hinter der Gabel und an ihre Seite gedreht worden ist.[1]) Endlich wird die letzte und sehr wesentliche Phase der Protraktion ausschließlich dadurch hervorgerufen, daß das Blut gegen die Spitze des Hinterleibes geschoben wird, wodurch an dieser Stelle ein stark vermehrter Blutdruck entsteht. Dieser bewirkt, daß die Intersegmentalhaut vor dem Ovipositor sich mit einem Male umstülpt. Die Stachelteile werden entblößt und treten nun leicht in Funktion *(A. G. Böving).*

Nachdem die Arbeit Anfang Dezembers zum Druck eingeliefert worden war, erschienen inzwischen eine ganze Reihe von trefflichen Arbeiten über die Anatomie von *Dytiscus marginalis* von dem zoologischen Institut in Marburg (alle in den Jahren 1910—1912 in Zeitschr. f. wiss. Zoologie), besonders drei, die sich mit dem Geschlechtsleben und Geschlechtsapparat von *D. marginalis* beschäftigten. Die Arbeiten sind: *H. Blunck*, Das Geschlechtsleben des *Dytiscus marginalis.* I. Teil: Die Begattung, Bd. 102, S. 169 und II. Teil: Die Eiablage, Bd. 104, S. 157; ferner *C. Demandt,* Der Geschlechtsapparat von *Dytiscus marginalis,* Bd. 103, S. 171.

Sowohl *Böving* als ich bedauern, daß es nicht möglich gewesen ist, diese vorzüglichen Arbeiten in gehöriger Weise zu berücksichtigen. Während wir uns mit den Eiablageverhältnissen und dem Geschlechtsapparat bei den verschiedenen dänischen Dytisciden beschäftigten, haben *Blunck* und *Demandt* nur die Verhältnisse bei *D. marginalis* untersucht; unsere Ar-

---

[1]) Nähere Auskunft über diesen verwickelten Prozeß findet sich in: Mitt. aus den biol. Süßwasserlaboratorien Frederiksdal und Hilleröd (Dänemark), Nr. XIII in dem Artikel: *Böring*, Studies relating to the anatomy, the biological adaptations and the mechanism of ovipositor in the various genera of *Dytiscidae.* „Biol. Supplement, I. Serie, 1912, der Internationalen Revue für Hydrobiologie und Hydrographie.“

beiten haben versucht, die großen allgemeinen Überblicke zu geben, die von *Demandt* und *Blunck* sind auf einem speziellen Gebiet viel tiefer eingedrungen; daher ergänzen sich unsere Untersuchungen vorzüglich. Wo unsere Studien zusammenfallen, stimmen die Resultate gut überein. Aus einem mir von *Blunck* zugesandten noch nicht publizierten Manuskript ergibt sich, daß er gleichzeitig mit mir die eigentümlichen Eiablageverhältnisse bei *Acilius* gesehen hat. Wir bitten, daß alle die Leser, die sich für die Biologie der Dytisciden interessieren, diese Arbeiten berücksichtigen wollen. Ganz besonders verweisen wir auf *Bluncks* Kapitel „Die Periodizität des Paarungstriebes, der Paarungsakt (mit den vielen trefflichen Figuren) und über die Spermatophoren und ihre Übertragung auf das Weibchen.

Auch *Bluncks* Arbeit über Eiablage enthält vieles, was meine Beobachtungen ergänzt. In *Demandts* Arbeit sind auch der männliche Geschlechtsapparat und die inneren Geschlechtsorgane des Weibchens vorzüglich untersucht.

Gyrinidae.

Nur wenige haben sich mit der Biologie der Gyrinen beschäftigt. Besonders über Paarung und Eiablage liegen nur wenige neue Beobachtungen vor. Ein paar Notizen von *Sokolowski* (1899, S. XVIII und 1900, S. XX) über Paarung bei *Orectochilus* sind mir leider nicht zugänglich gewesen.

Schiödte (1841, S. 556) gibt an, daß die Paarung im Wasser stattfindet. Das Männchen soll einen ganzen Tag auf dem Rücken des Weibchens sitzen; dennoch soll das letztgenannte mit großer Geschwindigkeit herumschwimmen. Diese Beobachtung ist sicherlich richtig. Die Gyrinen leben bekanntlich hauptsächlich auf der Oberfläche des Wassers, wo sie in Kreisen über dieselbe hingleiten. Nur selten habe ich wie bei den Hydrometriden Paarung auf der Oberfläche gesehen, dagegen oft im Wasser.

Über die Eiablage kann *Schiödte* (1841, S. 556) folgendes mitteilen: „Die Eier werden unter dem Wasser auf Stengel und Blätter submerser Pflanzenteile festgeklebt. Das Weibchen beginnt die Eiablage von unten. Nach und nach setzt es vier bis fünf senkrechte Reihen von Eiern Seite bei Seite und oft ca. 20 in jeder ab. Die Reihen sind oft wellenförmig, dann und wann verzweigt miteinander, stimmen aber immer darin überein, daß die einzelnen Eier mit den Enden gegeneinander der Länge nach abgesetzt werden. Die Weibchen, die ich gefangen gehalten habe, klebten ihre Eier auf den Seiten des Aquariums an. Das Sekret, worin die Eier eingehüllt werden, ist also von einer solchen Beschaffenheit, daß es nicht im Wasser aufgelöst werden kann."

Es geht aus *Schiödtes* Angaben nicht deutlich hervor, ob er die Eiablage in der Natur gesehen hat.

Mir selbst gelang es nicht, die Tiere in Aquarien zur Eiablage zu bringen. Dagegen glaube ich, daß ich in der Natur oft einen Teil davon gesehen habe; da habe ich jedenfalls die Eier gefunden.

Im Mai-Juni, wenn die Gyrinen kreisend über die Oberfläche der Teiche laufen, kann man oft sehen, wie Tiere entweder in Paarung oder vereinzelt nahe am Ufer aufsteigen, sich mit Luft versorgen und dann wieder in der Tiefe verschwinden. Immer huschten die Tiere unter die Halden der Teiche hinein und ich konnte daher nie sehen, was sie dort trieben. Zwischen den überhängenden Torfbänken und dem Boden des Teiches hingen aber zahllose, gelbe Wurzeln herab, und wenn ich diese näher besichtigte, fand ich zahlreiche Eier angeklebt (Fig. 163). In Aquarien gebracht, gaben sie im Laufe von 14 Tagen immer *Gyrinus*-Larven.

Fig. 163.

Eier von *Gyrinus*, auf einer Pflanzenwurzel angebracht. *W.-L.*

Die Wurzeln sind gelb und nur 1—2 *mm* dick, sie sind auf zwei gegeneinander gekehrten Seiten mit Eiern bedeckt, die ganz, wie *Schiödte* es angibt, reihenweise mit den Enden sich berühren. Die Eier sind weiß, die Eischale schön getäfelt. Die Kittmasse war überall sehr geringfügig.

Das Genus *Orectochilus* lebt mehr an der Oberfläche größerer Seen. Hier findet die Larve sich in dem äußersten Teile der *Potamogeton*-Regionen. Sie schwimmen vorzüglich und führen hier eine halb pelagische Lebensweise. Wahrscheinlich werden auch hier die Eier, die aber noch nicht gefunden worden sind, abgelegt.

Die Gyrinen überwintern jedenfalls als Imagines nahe am Lande, wahrscheinlich oft unter dem Eise. Ich habe sie hier in frischen Ceratophyllumpflanzen gefunden. Einige Daten deuten darauf hin, daß das Tier auch als Larve überwintern kann. Im September-Oktober sammeln die Imagines sich in großen kompakten Schwärmen, die tagein, tagaus an ganz derselben Lokalität stehen können. Gegen den Winter wird der Schwarm kleiner und kleiner. Die Tiere ziehen sich in ihre Winterquartiere zurück.

Hydrophilidae.

Bekanntlich findet man im Süßwasser zusammen mit den Dytisciden auch eine andere große Käferfamilie, die *Hydrophiliden*. Während aber die Dytisciden alle ausgeprägte Wassertiere sind, findet man zwischen den *Hydrophiliden* viele, die ausgeprägte Landtiere, besonders solche, die in feuchter Erde, Misthaufen und Dünger zu Hause sind. Im ganzen sind die *Hydrophiliden* nicht in so hohem Grade Wassertiere, wie die Dytisciden. Ihre Heimat sind die seichten Ufer pflanzenreicher Teiche. Hier kriechen sie eigentlich mehr als sie schwimmen. Hier geht die Paarung vor sich und hier findet die Eiablage statt.

Eine allgemeine Schilderung der Fortpflanzungsverhältnisse der *Hydrophiliden* läßt sich im Augenblicke nicht geben.

Die Paarung wird, soweit mir bekannt, beinahe immer in so seichtem Wasser ausgeführt, daß die Tiere gleichzeitig, während sie mit den Beinen auf dem Untergrund ruhen, doch mit dem Rücken mehr oder weniger oberhalb des Wassers liegen. In der Paarungszeit und übrigens auch oft, wenn die Tiere gestört werden, können sie eigentümliche Laute abgeben. Dies ist besonders bei *Spercheus emarginatus* der Fall. Er besitzt ein von *Buhk* (1910, S. 342) untersuchtes, merkwürdiges Stridulationsorgan, einen auf 1 und 2 Hinterleibsringen sitzenden Stridulationszapfen. Über die Paarung ist bisher nichts besonders Merkwürdiges bekannt. Sie findet für die meisten Arten im Frühjahr statt. Dann folgt die Eiablage und im Juni kommen die Larven der meisten Arten aus. Sie sind erst im August und September voll erwachsen und verpuppen sich dann. Soweit wir vorläufig wissen, überwintern die *Hydrophiliden* nie als Larven, sondern nur als voll erwachsene Insekten in Kältestarre teils in den Gewässern unter dem Eise, teils in Erdhöhlen am Rande der Teiche.

Die Eiablage bietet viele, höchst merkwürdige Verhältnisse dar. So weit wir vorläufig wissen, spinnen jedenfalls alle die wasserbewohnenden *Hydrophiliden* Kokons, in welche sie ihre Eier legen. Die Kokons sind bei den landbewohnenden Arten zur Zeit nur wenig bekannt.

Die *Hydrophiliden* besitzen Spinndrüsen, die auf zwei lange, eigentümliche Spinnstäbe ausmünden. Eine bei den verschiedenen Arten durchgeführte, eingehende Untersuchung dieses merkwürdigen und bei den *Coleopteren* recht alleinstehenden Spinnorganes wäre gewiß sehr wünschenswert.

Die Eierkokons gehören zu den schönsten Fabrikaten, die man überhaupt bei den Insekten kennt.

Von älterer Zeit liegt nur die Beschreibung von den größeren Arten, so von *Hydrophilus piceus* oder dem großen Kolbenwasserkäfer vor. Kürzlich hat auch *Balfour Browne* die von *Hydrobius fuscipes* (1910, S. 317) und *Portier* (1911, S. 54) die von *Hydrous caraboides* erwähnt. Im Jahre 1770 hat *Lyonet* die Eierkokons bei *Hydrophilus piceus* genau und vorzüglich beschrieben. Im Jahre 1809 hat *Miger* in einer schönen Arbeit *Lyonets* Beobachtungen vervollständigt. Damit hören aber beinahe alle weiteren Angaben über Kokonbildung und Eiablage der *Hydrophiliden* auf. Es scheint, als ob bisher nur zwei Menschen, *Lyonet* und *Miger*, die großen *Hydrophiliden* kokonspinnend genau beobachtet haben. Wenn man bedenkt, wie diese Tiere von den Entomologen gesucht worden sind, wie häufig sie in unseren Teichen und Sammlungen vorkommen, in welchem Grad sie für embryologische und anatomische Zwecke gebraucht worden sind, dann kann man sich wirklich nur wundern, daß diese Eierkokons bis 1911 beinahe nie genau untersucht wurden, und daß in einem ganzen Jahrhundert, so weit man sehen kann, kein Mensch gesehen hat, wie die Tiere diese wunderschönen Bildungen konstruieren. Die folgenden Mitteilungen sind Hauptresultate noch nicht publizierter Untersuchungen.

Die primitivsten Kokons findet man bei dem nur wenige Millimeter großen, glänzend schwarzen, beinahe eirunden *Cyclonotum orbiculare*. Sie

sind teller- oder hutförmig mit ein wenig ausgehöhltem Boden, kreisrund mit unregelmäßig gezackten Rändern. Nur in der Mitte, wo die Eier nur in einer Anzahl von höchstens 10—12 liegen, sind sie ein wenig zapfenförmig. Sie sind mit einem Deckel versehen, dessen Farbe grünschwarz ist. Diese kleinen, niedlichen Kokonnester liegen im Juni zu Tausenden über den Moosen, Schilfröhren, verfaulten Buchenblättern etc. zerstreut. Die Tiere wählen zu ihrem Brutgeschäft immer von Wasser durchdrungene Moosteppiche etc. Die Oberfläche der Kokons ist aber immer vollkommen trocken. Hier findet man auch die Imagines und später im Sommer die bisher nicht beschriebenen Larven.

Ein wenig früher, im April, Mai, trugen dieselben Moosteppiche die Kokons von *Hydrobius fuscipes*. Diese ca. 1 *cm* langen schwarzen Käfer bilden viel größere schneeweiße Kokons. Sie bestehen aus einem kleinen Sack, worin die Eier, im ganzen 15—20, liegen.

Die Seiten des Sacks laufen zu einem höchst unregelmäßigen, weißen Gewebe aus. Dieses setzt sich in einem langen, flachen, unregelmäßigen Anhang fort, der oft eine Länge von $1^1/_2$ *cm* haben kann. Die Kokons werden besonders auf den Moospolstern abgesetzt. Der eigentliche Eiersack liegt so tief, daß er vom Wasser erreicht werden kann. Die Spitze des Anhangs aber liegt immer über Wasser. Nimmt man die Pflanzen des Moospolsters voneinander, so kann man die schönen weißen Kokons wie Blumen auf den frischen grünen Pflanzen sitzen sehen. Wo die Kokons an Buchenblättern abgesetzt sind, sind die Anhänge flache, breite Bänder. Die Kokons gleichen hier am meisten Jockeimützen mit sehr großen Schirmen.

Balfour Browne hat genau angegeben, wie diese schönen Kokons gebaut werden. Das Weibchen holt sich erst auf die für die *Hydrophiliden* (siehe *Miall*, 1895, S. 78) eigentümliche Weise eine große Luftmasse, die teils unter den Flügeln, teils auf der Bauchseite abgelagert wird. Es preßt dann diese Luftmasse gegen eine an der Oberfläche wachsende Pflanze und spinnt seinen Kokon um diese Luftblase herum. „The whole cocon is formed on the film of the bubble, which is on the under side of the insect. The spinnerets work the whole time in the air, pressing against the film and weaving the cocon on its curved surface. The silk will not form threads in water. The threads are first spun backwards and forwards around the gras blade, and the insect then begins to spin on the film immediately behind her and so raise a wall, which soon takes the shape of a blunt cone. She gradually moves forward spinning all round the film and thus extending the cone.“ Dann und wann steckt das Tier den Kopf über das Wasser und holt Luft; auch sieht man, wie die Elythren voneinander gehen und Luft dadurch zu der Unterseite gesandt wird. Der Kokon wird in einer Stunde gebaut. Die Eiablage beginnt sehr früh, lange ehe er fertig ist. Die Eier gehen ab, ohne daß die Spinnstäbe deshalb ihre Wirksamkeit einstellen. Sie empfangen die Eier und umgeben sie mit Fäden. Wenn die Eier abgelegt sind, wird Seide über den Eierkuchen gesponnen. Der Sack wird vergrößert und mit Luft, die von den Fäden

zurückgehalten wird, versorgt; endlich wird er, indem die Beine den Sack drücken, fertig modelliert. Wenn der Kokon fertig ist, „spinns it a narrow band on the air bubble. She carries this ribbon to the edge of the bladder and then spreads it out on the water and on the upper surface of the grass". Das Band erreicht immer die Oberfläche, hat aber eine ganz verschiedene Form. „The silk flows out along the outer surface of the spinnerets, which appear wet all the time, that spinning is going on. During spinning the spinnerets are fully extended and the grooved ventral plate fits around their bases. The fringe of hairs on the free edge of this plate appears like the spinnerets to be wet, and I thinck that the silk flows off from the two kome like processes of the pale, which are pressed between the spinnerets and run out along these."

Die meisten dieser Beobachtungen kann ich vollständig bestätigen. Ich bin *Balfour Brownes* Schilderung gefolgt, weil er den ganzen Prozeß mehr in Zusammenhang gesehen hat, als ich. Auf mehrere Punkte kommen wir zurück, wenn wir die Eikonkons von *Hydrophilus* erwähnen. Ähnliche Eikokons findet man auch bei *Enochrus* und *Philydrus*. Bei den kleineren *Laccobius*-Arten findet man winzig kleine, stecknadelkopfgroße Kokons, die mit einem 20 *mm* langen, äußerst dünnen, fadenähnlichen Anhang versehen sind.

Besonders schön sind die Kokons des eigentümlichen Genus *Berosus*; die von *Berosus spinosus* werden in langen Reihen an schmale Blätter geklebt. Sie sind mit einem langen Anhang versehen und enthalten nur 3 Eier. Die Kokons sitzen hier ganz unter dem Wasser versenkt und die Anhänge erreichen die Oberfläche nicht.

Bei *Berosus luridus* fehlt dem Kokon ein Anhang ganz. Er ist oblong, dreieckig und ist am besten mit einem dreieckigen Hut zu vergleichen. Jeder Kokon enthält nur ein Ei.

Es geht aus den Beschreibungen hervor, wie äußerst verschieden die Eierkokons sind. Alle die Tiere, die diese Kokons machen, sind so klein, daß es beinahe unmöglich ist, zu sehen, wie die Kokons gesponnen werden. Dies läßt sich viel leichter bei den größeren Arten beobachten: *Hydrous caraboides* und *Hydrophilus piceus*.

Die Kokons von *Hydrous caraboides* sind von *Portier* genau beschrieben und abgebildet worden. Er hat eine vorzügliche Schilderung des Baues und der Mechanik des Kokons gegeben. Er hat aber nicht gesehen, wie das Tier den Kokon spinnt.

Im Monat Mai sind die schwarzen Käfer in einer Bucht vom Furesee nahe bei meinem Laboratorium sehr häufig. Das Wasser, in dem sie sich finden, ist nur wenige *cm* tief. Die Oberfläche ist mit zerbrochenem *Scirpus Phragmites*-Material, welken Buchenblättern etc. bedeckt. Mit der Lupe, ohne die Tiere in das Laboratorium zu nehmen, konnte ich sie hier oft beobachten. Mehrmals saßen sie, auf ihren Kokons spinnend, auf meiner Hand. Das Verfahren des Tieres ist beinahe ganz dasselbe wie bei *Hydrophilus piceus*. Da aber verschiedene Verhältnisse, weil dieses Tier viel

größer ist, leichter zu studieren sind, werden mehrere erst hier ein wenig näher erwähnt.

Die Kokons spinnenden Tiere halten sich zwischen den weichen Buchenblättern auf. Wir suchen uns nun ein bestimmtes Tier auf und beobachten. Man sieht dann, wie es mit den Mandibeln und Beinen ein Blatt bearbeitet; ohne daß es durchgeschnitten wird, wird ein Teil desselben dütenförmig zusammengerollt. Die Spitze der Düte sieht gegen die Mittelrippe des Blattes. Die Ränder werden zusammengesponnen. Sie ist immer so gemacht, daß die Bauchseite beinahe flach, die Rückenseite stark gewölbt ist. In ganz ähnlicher Weise werden auch weiche Blätter von *Glyceria spectabilis* angewandt; auch frische, grüne Blätter von wachsenden Pflanzen, von *Veronica beccabunga* und *Myosotis* werden gebraucht. Auf den langen Blättern von *Glyceria* habe ich bis drei Kokons gesehen.

Die Tüte wird nun, indem das Abdomen des Tieres durch die Öffnung gesteckt wird, mit Gespinst tapeziert. Dann wird sie mit Luft gefüllt. Diese Luftfüllung habe ich leider nicht direkt beobachten können. Die Luft kann aber nur von der Luftmenge herrühren, die besonders die Bauchseite des Käfers umgibt. Sie wird wahrscheinlich mit den Beinen von der Bauchseite in der Tüte abgestrichen. Nähere Beobachtungen waren, weil das Tier immer unter dem Blatt mit der Bauchseite nach unten lag, leider unmöglich.

In diese luftgefüllte, von einem Buchenblatte geschützte Seidenglocke legt nun das Tier seine Eier ab. Auf dem Boden der Düte breitet der Eierkuchen sich nach und nach aus. Ein Ei nach dem anderen wird aufgestellt. Alle die Längsachsen der Eier sind miteinander parallel. Jedes Ei ist mit Gespinst umgeben. Zwischen dem Eierkuchen, der ca. 40 bis 60 Eier enthält, und dem Dach ist ein Hohlraum, der mit einem lockeren, schneeweißen Gespinst ausgefüllt ist. Gleichzeitig damit, daß die Eier angebracht werden, geht die Luft vorne heraus.

Um die hintere große Öffnung der Tüte zu schließen, gibt das Tier sich ganz besondere Mühe. Das Verfahren ist aber ganz dasselbe, das wir bei *H. piceus* finden, und ich verweise daher auf das, was dort angegeben wird. Hier wollen wir nur hervorheben, daß der Kokon hinten mit einer Vertikalplatte abgeschlossen wird. Diese Platte läuft aber in einen ca. 1—2 *cm* hohen Mast aus. Der Kokon schwimmt immer an der Oberfläche und so, daß der hintere luftgefüllte Teil mit der vertikalen Platte und dem Mast höher liegt als der vordere, der die Eier enthält, und daher tiefer liegt (Fig. 164—165). Weil ferner die Eier auf dem Boden des Kokons angebracht sind und ein Luftraum zwischen dem Dach und den Eiern sich findet (Fig. 166), und der Kokon seinen Schwerpunkt also nahe an dem Boden und weit nach vorne hat, so wird er, in welcher Weise man ihn auch stört, immer in eine bestimmte Stellung gebracht (Fig. 167). Er kann nicht auf der Seite liegen und nicht auf der vertikalen Platte stehen. Immer ragt der Mast aufwärts in die Luft. Indem die weiße Seide beinahe überall von den welken Blättern umgeben ist, ist es beinahe unmöglich, die Kokons zu sehen, nur

die gelbweißen Masten ragen zwischen den Blättern auf. Ein Tier, das versucht, auf dem Rücken des Kokons hinaufzukriechen, wird, weil der Kokon, indem er sich umrollt, immer dem Angreifer eine vertikale Seite zeigt, abgeworfen. Automatisch richtet der Kokon sich wieder auf.



Fig. 164. Fig. 165.

Hydrophilus caraboides. Kokon von der Seite und von hinten gesehen. Nach *Portier*.

Die Bedeutung des Mastes ist oft diskutiert worden. *Portier* hat die Frage hierüber wahrscheinlich definitiv gelöst; nur in einem Punkte stimme ich mit ihm nicht ganz überein.

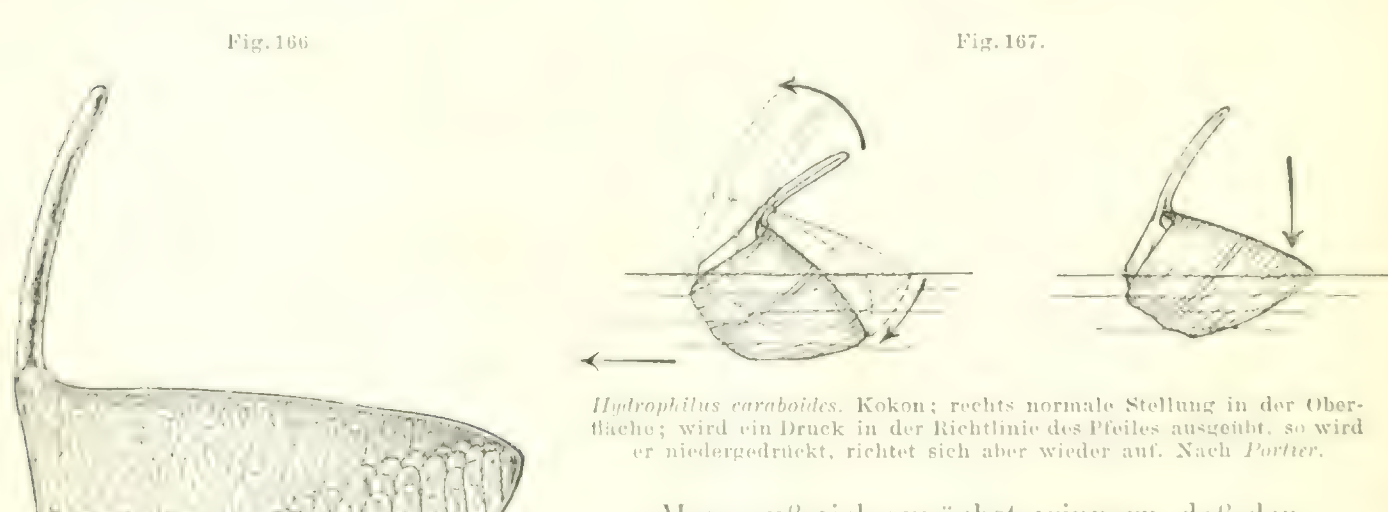


Fig. 166. *Hydrophilus caraboides*-Kokon, durchgeschnitten. Man sieht den Mast mit der Furche und die Eier. Nach *Portier*.

Fig. 167. *Hydrophilus caraboides*. Kokon; rechts normale Stellung in der Oberfläche; wird ein Druck in der Richtlinie des Pfeiles ausgeübt, so wird er niedergedrückt, richtet sich aber wieder auf. Nach *Portier*.

Man muß sich zunächst erinnern, daß der Mast nicht nur bei den Kokons von *Hydrous caraboides* und *Hydrophilus piceus* vorkommt. Er findet sich beinahe auf allen *Hydrophiliden*-Kokons, nur nicht auf solchen, die eigentlich oberhalb des Wassers auf feuchten Moosen etc. abgesetzt werden. Die Spitzen derselben ragen beinahe immer, selbst dann, wenn der Kokon sonst unter Wasser angebracht ist, über die Oberfläche hinauf. Nur muß hervorgehoben werden, daß der Mast sehr verschieden konstruiert sein kann und oft als ein breites, an Blättern angeklebtes Band auftritt. Solange der Kokon an der Oberfläche

liegt, ist der Mast für die Eier wahrscheinlich ganz wertlos; man kann ihn in dieser Stellung abschneiden und die Eier entwickeln sich doch in normaler Weise. Auch wenn man den Kokon so tief einsenkt, daß nur die Spitze des Mastes oberhalb des Wassers liegt, werden die Eier entwickelt; versenkt man dagegen den Kokon auf den Boden des Wassers, so hört früher oder später die Entwicklung auf und die Eier sterben ab. Von diesen Beobachtungen ausgehend, darf man vermuten, daß der Mast für die Lufterneuerung in dem Kokon von Bedeutung ist. *Portier* hat gezeigt, teils, daß der Mast von sehr derben, nicht aneinander klebenden Fäden gesponnen wird, teils, daß er auf seiner vorderen Seite mit einer Furche versehen ist. Diese Furche ist luftgefüllt und kommuniziert mit den Lufträumen des Mastes, die wieder in Verbindung mit denen des Kokons stehen. Wenn nun der Kokon wegen irgendeiner Ursache von der Oberfläche verdrängt wird, so hindert die Luft in der Furche das Wasser, hineinzudringen (fermeture gazeuse, *Portier*), und solange nur die Spitze des Mastes oberhalb des Wassers sich befindet, ist die Lufterneuerung für die Eier immer sichergestellt.

Portier vermutete, daß man an dem Boden des Mastes auf der vorderen Seite ein wahres Stigma, durch welches die Luft den Eiern zugeführt werde, finden könnte. Ein solches besonders ausgebildetes Stigma habe ich nicht feststellen können, und ich sehe nicht, daß das Gewebe hier lockerer ist als anderswo. Andrerseits darf man wohl nicht verneinen, daß deshalb, weil der Kokon sonst von der besonders oben dicken Vertikalplatte und dem Blatt umgeben ist, die Lufterneuerung hauptsächlich hier stattfindet.

Eine physiologische Untersuchung der Luft und der Temperatur des Kokons wäre übrigens wünschenswert. Es ist mir ein wenig unbegreiflich, daß die sehr schmale Furche des Mastes wirklich imstande ist, für die Lufterneuerung zu sorgen. Doch müssen uns hierüber die Physiologen nähere Erläuterungen geben.

Bedeutend seltener sind die Kokons der großen *Hydrophilus*-Arten. Sie weichen von denen der *Hydrous caraboides* erheblich ab. Während diese sowohl auf ihrer Ober- wie auch auf ihrer Unterseite beinahe ganz von fremdem Material bekleidet sind, ist die Unterseite von den *Hydrophilus piceus*-Kokons beinahe immer unbedeckt. Die von *H. aterrimus* kenne ich nicht. Sie sollen nach *Megušar* (1906, S. 141) den *H. piceus*-Kokons sehr ähnlich sein.

Die Oberseite ist oft mit fremdem Material mehr oder weniger bedeckt. Der Rücken ist beinahe ganz flach oder nur schwach gekrümmt, die Unterseite dagegen bauchig gewölbt. Weil diese beinahe immer unbedeckt ist, ist das Gewebe außen sehr derb, pergamentartig. Innerhalb dieser dicken Haut finden sich dagegen viele ineinander gewobene Schichten von äußerst dünnen Lamellen von Seidengespinst. Dann erst folgt der Hohlraum, der die Eier enthält und der übrigens auch hier von Seidenfäden durchquert ist. Wo die Rückenseite von einem Buchenblatt gebildet wird,

ist sie recht weich. Ist sie aber von Algen, Lemna etc. zusammengewoben, dann kann sie sehr fest werden.

Die Vertikalplatte mit dem Mast ist immer viel derber als der übrige Kokon und sticht durch seine gelblichbraune Farbe deutlich von dem übrigen weißen Kokon ab. Sie ist immer in ein oberes, sehr derbes, beinahe braunes Stück, das direkt in den Mast übergeht, und ein unteres, viel weicheres, gesondert (das Fensterchen *Megušars*, 1906, S. 143). Beide sind durch eine oft erhabene Linie voneinander getrennt, durch den unteren Teil verlassen später die jungen Larven immer den Kokon.

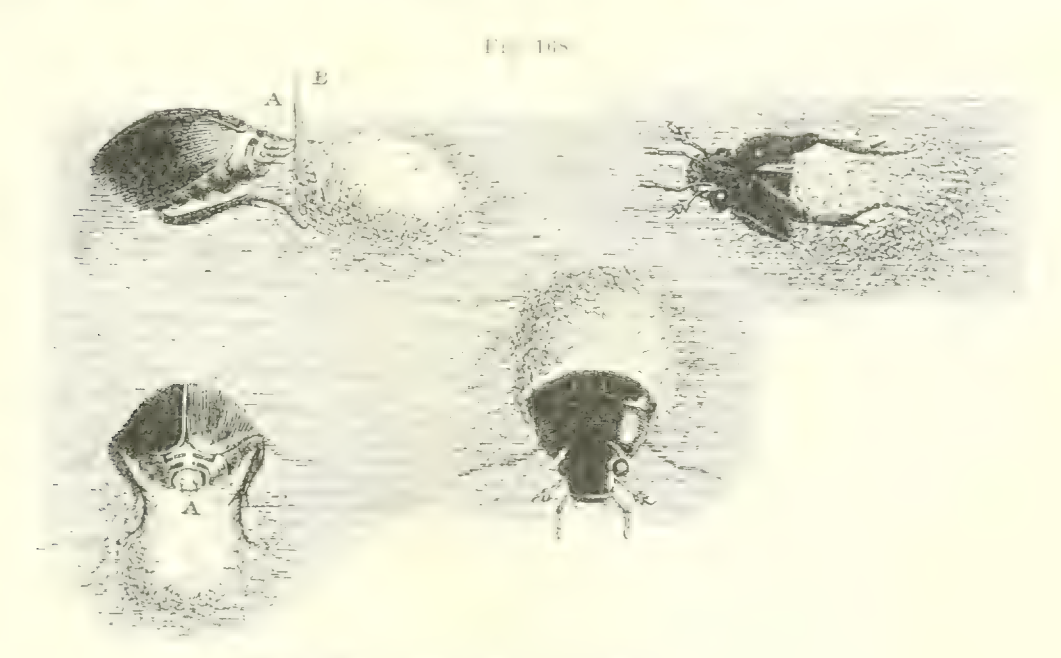
Übrigens verhalten sich die Kokons von *Hydrobius* und *Hydrophilus* recht gleich. Auch hier sind die Eier senkrecht mit dem dickeren Ende aufwärts und dem Kopfende abwärts gestellt. Die Eianzahl ist ca. 60—70, und die Eier füllen größere Teile des Hohlraumes aus als bei *Hydrobius*. Während der eigentliche Kokon wenig variabel ist, ist die Länge des Mastes großen Schwankungen unterworfen. Ich habe ca. 200 gesammelt und untersucht. Bei einigen ist der Mast nur ca. 5 *mm* lang, bei anderen ca. 30 *mm*. Oft ist er ca. 3 *mm* breit, bandförmig, oft nur ca. 1 *mm*, an den Seiten zusammengerollt, röhrenförmig oder mit einer Furche auf der Vorderseite; recht oft ist er nach vorne gebogen. Die Kokons liegen immer schwimmend an der Oberfläche. Ursprünglich ist der Wasserstand wohl häufig bis 10 *cm*, später, wenn die Gewässer versickern, können sie beinahe trocken liegen. Am häufigsten liegen sie in den Algenteppichen, wo diese von *Heleocharis*, *Scirpus* etc. durchbohrt sind. Indem die Teppiche ganz die Rückenseite bedecken und zum Teil mit diesen zusammengewachsen sind, und indem der Mast, wenn er von den Teppichen hinausragt, einen jungen Sproß von *Heleocharis* oder von einem Gras sehr ähnlich ist, ist es beinahe unmöglich, die Kokons zu sehen. Wer keine Übung hat, findet sie nicht; nach und nach lernt man sie erkennen, und man wird dann oft erstaunt darüber sein, wie zahlreich sie sind. In Moorlöchern von nur ca. 50 m^2 habe ich auf einmal deren 32 gezählt. Während die des tiefen Wassers immer mit einem langen Mast versorgt sind, kann man nahe am Ufer Maste von allen möglichen Längen finden, und nur hier habe ich die ganz kurzmastigen Kokons gefunden.

Was ich bei *Hydrous caraboides* über die Lage des Schwerpunktes im hinteren und unteren Teil des Kokons und über Gleichgewichtsstellungen desselben gesagt habe, gilt auch für die *Hydrophilus piceus*-Kokons, doch sind die letztgenannten vielleicht nicht so „lebendig“ wie die von *Hydrous*. Weil ferner der Rücken des *Hydrophilus piceus*-Kokons beinahe flach ist, kann der Kokon auf dem Rücken mit der weißen Bauchseite aufwärts zu liegen kommen; dies ist für die Hydrouskokons, deren Rückseite mehr kielförmig ist, beinahe unmöglich. Vielleicht hat der Mast eine Bedeutung für die Gleichgewichtsstellung (*Megušar*, 1906, S. 143). Für die weitere Entwicklung ist es nach *Megušar* von Bedeutung, daß die Kokons nicht auf den Rücken zu liegen kommen. Wohl werden die Eier entwickelt, die Larven schlüpfen aber später aus, sind kleiner und sterben ab.

Sowohl *Miger* wie auch *Lyonet* haben Beobachtungen über spinnende *Hydrophilus piceus*-Weibchen angestellt. Ich verweise auf diese schönen Schilderungen. Weil sie auch in *Mialls* „Waterinsects" übersetzt sind, gehe ich hier nur wenig auf sie ein und beschränke mich auf meine eigenen, leider noch ein wenig lückenhaften Beobachtungen. 20 Hydrophilusweibchen waren im Mai und Juni in 8 Aquarien verteilt worden. Nur 5 Kokons wurden gesponnen. Nie spannen die Tiere am hellen Tage. Entweder begannen sie damit am Abend, oder ich fand frühmorgens die Kokons mehr oder weniger fertig (Fig. 168).

Lyonet und *Miger* haben richtig geschildert, wie das Tier, wenn es seinen Kokon verfertigen soll, sich erst auf den Rücken mit dem Bauch gegen die Oberfläche legt und die Unterseite der überliegenden Algenmassen zusammenwebt. Es steckt den Kopf aufwärts in die Luft, gleich-

Fig. 168.



Hydrophilus piceus, Kokon spinnend. Nach *Lyonet*.

zeitig bohrt es die Vorderbeine durch die Algenmassen und hält diese fest. In dieser Stellung habe ich mehrmals die Tiere in meinen Aquarien gefunden. Wenn ich aber versuchte, zu sehen, in welcher Weise sie unter diesen Algenmassen arbeiteten, hörten sie immer mit ihrer Arbeit auf. Die mehr oder weniger fertig gesponnenen Dorsalseiten des Kokons blieben auf der Wasseroberfläche liegen, sie wurden aber nicht mehr gebraucht. Ich vermute nun, daß das Tier, wenn die Dorsalseite fertig gesponnen ist, Luft unter derselben ablagert. Nachdem *Miger* erwähnt hat, daß die Hydrophilen Luft unter den Elythren und der Unterseite des Abdomens haben, sagt er: „C'est ce même air, qui est renfermé dans la coque de l'hydrophile, il en est le premier élément, il sert à l'insecte pour respirer pendant tout le temps de son travail et il préserve ses oeufs de l'inondation." Dies stimmt gut mit den obengenannten Angaben über die Kokonbildung bei *Hydrobius fuscus*, geschildert von *Balfour Browne*.

In diesem Stadium besteht also der Kokon aus einer von Algenmassen zusammengesponnenen Dorsalseite, unter welcher eine Luftmasse abgelagert liegt.

Sowohl *Lyonet*, wie auch *Miger* geben an, daß das Tier, sobald die Dorsalplatte fertig hergestellt ist, sich umdreht, und die Rückenseite gegen die Wasseroberfläche kehrt. In dieser Stellung spinnt das Tier, indem es sein Abdomen in die Luftblase steckt, die Ventralseite des Kokons. Dieser ist also nun eine seidenumsponnene Luftblase, indem das Gespinst sich immer verdickt, sich zu einem dicken, derben Sack entwickelt. In diesem Sacke steckt das Tier. Trotzdem er in dem Wasser verfertigt ist, ist er doch auf seiner Innenseite vollkommen trocken (Fig. 169—170).

Fig. 169.



Hydrophilus piceus, Kokon spinnend. Nach *Miger*.

Fig. 170.



Hydrophilus piceus, Kokon spinnend. Nach *Miger*.

An einem Junimorgen um 9 Uhr fand ich in einem meiner Aquarien ein Weibchen, das bis Mitte der Elythren in seinem Kokon begraben lag. Das Tier stützte die Vorder- und Mittelbeine auf die Pflanzen des Aquariums. Ohne eine solche Stütze kann es wahrscheinlich nicht seinen Kokon verfertigen. Von 9 Uhr bis 9 Uhr 15 Minuten sah ich mehrmals streichende Bewegungen der Beine wobei Luft von der Bauchseite des Tieres in den Kokon eingeführt wurde.

Um 9 Uhr 15 Minuten hörten diese Bewegungen auf. Von 9 Uhr 15 Minuten bis 10 Uhr 16 Minuten lag das Tier beinahe vollkommen ruhig, nur äußerst langsam schob es sich aus dem Kokon. Während dieser Zeit gingen immer Luftblasen von dem Sack ab. Die Zeitpunkte waren z. B. 9 Uhr 50 Minuten, 9 Uhr 55 Minuten, 10 Uhr 2 Minuten, 10 Uhr 6 Minuten, 10 Uhr 10 Minuten, 10 Uhr 14 Minuten, drei Luftblasen gingen nacheinander ab. Unmittelbar ehe eine Luftblase den Kokon verließ, wurden die Elythren geöffnet, und dadurch die Öffnung des Kokons vergrößert, die Luft entwich dann zwischen den Elythren und den Femora der Hinterbeine. In dieser Stunde hat das Tier, was auch *Miger*

angegeben hat, unzweifelhaft seine Eier abgelegt, je mehr Eier es legte, desto mehr Luft mußte von vorne abgehen. Die Eiablage in dem Kokon direkt zu beobachten, ist wahrscheinlich eine vollkommene Unmöglichkeit.

Um 10 Uhr 16 Minuten werden die Hinterbeine aus dem Kokon gezogen und bogenförmig auf die Dorsalseite des Kokons gelegt. Indem gleichzeitig das Abdomen abgeschlagen liegt und gegen die innere Fläche der Bauchseite des Kokons drückt, wird der Sack zwischen den Hinterbeinen und dem Abdomen festgehalten. In dieser Stellung harren die Hinterbeine bis 11 Uhr 59 Minuten aus. Dann verläßt das Tier den Kokon. Sie sind so festgeklemmt, daß man oft einen durch sie verursachten Eindruck auf beiden Seiten des Mastes erblickt. Das Tier ist um 10 Uhr 16 Minuten mit der Eiablage fertig. Man ist nun, weil es sich beinahe ganz aus dem Sack geschoben hat, imstande, die Spinnarbeit zu betrachten. Der Kokon liegt in diesem Stadium recht tief im Wasser. Von 10 Uhr 16 Minuten bis 10 Uhr 35 Minuten steigt er immer höher aufwärts. Dies rührt daher, daß das Tier mit den Beinen Luft in den Kokon streicht und gleichzeitig diese Luft in den feinen Fäden, die oben und vorne die Eiermasse bedecken, fängt und festhält. Um ca. 10 Uhr 35 Minuten ist der Kokon luftgefüllt und die vordere Öffnung mit einem schneeweißen, äußerst lockeren Gewebe bedeckt. Es bleibt noch übrig, die Vertikalplatte und den Mast zu verfertigen. Man ist nun imstande, die Spinnwarzen und ihre Tätigkeit genau zu studieren. Benutzt man diesen Moment, das Tier von der Seite zu betrachten, so versteht man, wie es ihm möglich ist, zu verhindern, daß Wasser in den Kokon hineindringt, und daß der vordere Teil der Unterseite des Kokons, trotzdem der ganze Kokon auf dem Wasser ruht, doch trocken über die Wasseroberfläche gehoben ist. Das Abdomen des Käfers ist nämlich abwärts auf die Oberfläche des Wassers geschlagen und drückt dabei diese abwärts. Daher entsteht eine Vertiefung in der Oberfläche des Wassers und über diese ragt der Vorderrand des Kokons heraus. Während das Abdomen im ganzen vollkommen ruhig gehalten wird, entfaltet die Rückenseite desselben eine beinahe phänomenale Beweglichkeit. Dieses gilt besonders für die wurstförmigen, aufwärts gehobenen mittleren Teile der letzten Abdominalringe, die die Spinnwarzen tragen. Um besser die verwickelten Verhältnisse zu verstehen, lege man die Hand auf eine schräge, mit der Wasseroberfläche identische Fläche und denke sich, daß zwei der mittleren Finger, die die Spinnwarzen repräsentieren, in allen möglichen Richtungen eingeschoben und ausgestoßen bewegt werden können. Indem die Wasseroberfläche mittelst des Abdomens abgeschlagen wird, entsteht also ein Luftraum, in welchem die Spinnwarzen auf der Hinterseite des Kokons, ohne daß sie in Berührung mit dem Wasser kommen, weiter arbeiten können.

Um 10 Uhr 45 Minuten spinnt das Tier noch an der Vertikalplatte, und der Kokon ist nun auch hinten beinahe ganz abgeschlossen. Die Spinnwarzen bewegen sich nur von dem Oberrand der Öffnung und bis ca. 1 bis 2 *mm* von dem Unterrand. Dadurch wird die Vertikalplatte in einen

oberen dickeren und einen dünneren unteren Teil. durch welchen die Larven später auskriechen, geteilt. Eine erhöhte Linie markiert die Grenze zwischen beiden Teilen. Um 10 Uhr 57 Minuten, ehe das Tier mit der Vertikalplatte ganz fertig ist. sieht man, wie es in der Mitte des Oberrandes Seidenstoff anschmiert. Es ist der Mast. der nun angelegt wird. Das Tier arbeitet hieran bis um 11 Uhr 57 Minuten, d. h. eine ganze Stunde. Je höher der Mast wird. je mehr vertikal steht das Tier, zuletzt beinahe ganz vertikal. In dieser Stunde ist der Kopf ganz unter dem Wasser gewesen, die Antennen haben nicht die Oberfläche erreicht, und das Tier hat sich keine neue Luft geholt. Während der vertikalen Stellung hat das Abdomen sich natürlich ganz von der Oberseite gehoben. Indem die Hinterbeine auf den Hinterrand des Kokons drücken, wird dieser abwärts und nach hinten gedrückt. wodurch es dem Tier möglich ist, die Spitze des Mastes zu verlängern.

Um 11 Uhr 59 Minuten richtet das Tier sich ganz plötzlich auf. Der Spinnapparat wird eingezogen. Es schwimmt in die andere Ecke des Aquariums hin und liegt hier stundenlang vollkommen ruhig. Es war für mich. der mit der Lupe beobachtete, etwas Unerwartetes und Merkwürdiges in der Plötzlichkeit, womit das Tier ganz momentan die Spinnwarzen einzog und augenblicklich hinwegschwamm.

Wie werden nun die Spinnstäbe gebraucht? Jeder der Spinnstäbe sitzt auf einem dickeren Grundteil und besteht aus einem ca. 4 *mm* langen. sehr dünnen aber fest chitinisierten Stück, das mit einem viel kürzeren Endglied versehen ist. Dieses trägt wieder eine lange. dünne Borste. Das lange erste Glied ist mit zahlreichen, kleinen, braunen Flecken besetzt. Zwischen den Spinnstäben finden sich zwei trianguläre. fleischige, nicht artikulierte Anhänge, die an der Außenseite in langen Haaren auslaufen und auch in der Spitze mit solchen bekleidet sind. Zwischen diesen Anhängen und den Spinnstäben sitzen zwei konische, lappenförmige Bildungen. die an dem Außenrand zahlreiche, abgestutzte Haare tragen.

Miger hat richtig darauf aufmerksam gemacht, daß dem Tier mindestens drei verschiedene Flüssigkeiten zur Verfügung stehen. Erstens eine sehr klebrige (pâte liquide et gommeuse), die die Außenwände des Kokons bildet und so kompakt ist, daß das Wasser unmöglich hineindringen kann; zweitens diejenige. aus der die äußerst feinen, schneeweißen wolligen Fäden, die die Eier umgeben und den Kokon mit Baumwolle ausfüllen, herstammen; drittens jene, die für den Mast bestimmt ist. Von ihr entstehen Fäden, die nicht aneinander kleben, wodurch ein poröses, dem der Kokosbadeschwämme ähnliches Gewebe entsteht.

Man weiß leider nur sehr wenig darüber, in welcher Weise dieser sehr komplizierte Apparat funktioniert. Bisher hat man keine Öffnungen für die Spinndrüsen gesehen. Beobachtet man nun mit einer starken Lupe eine spinnende *Hydrophilus piceus*, so sieht man, daß das Stück, das zwischen den Spinnstäben sitzt, immer Form und besonders Farbe ändert: die braunen Chitinstücke zwischen den Stäben sind bald ganz deutlich

braun, bald werden sie von einer milchigen Flüssigkeit bedeckt. Jedenfalls muß die Flüssigkeit, die zu der Herstellung der Vertikalplatte und des Masts gebraucht wird, diese Verschiedenheit bewirken. Sie wird dann den Spinnstäben entlang geleitet und verläßt die Spitze als zwei dünne, weiße Fäden, die augenblicklich zusammenkleben. Die Spinnstäbe sind, wenn sie gebraucht werden, immer feucht. Die Stäbe selbst sind außerordentlich biegsam und elastisch. Während des Spinnens werden sie beinahe immer parallel gehalten. Die Bewegungen gehen alle von den dicken, fleischigen Kissen, worauf die Basalstücke sitzen, aus. Während der Faden von der Spitze ausläuft, werden die zwei Spinnstäbe in allen möglichen Richtungen geschwungen. Wenn der Mast angelegt werden soll, ist die Bewegung erst ganz konstant auf und nieder. Jedesmal, wenn die Stäbe den Mast berühren, wird ein wenig Seide als eine kleine, klebrige, weißgelbe Kugel abgelegt. Ist ein Zentimeter aufgebaut, so hört die vertikale Bewegung der Spinnstäbe auf und nun wird das Stück zwischen diesen angebracht und, indem immer neue Flüssigkeit abfließt, werden die Ränder dicker und hervorstehend.

Wenn man bedenkt, daß ein Weibchen wahrscheinlich normalerweise mehrere Kokons baut, kann man sich über die Leistungsfähigkeit des Tieres nur wundern. *Weiss* (1890, S. 343) hat im Mai ein Weibchen nicht weniger als 5 Kokons ablegen sehen. *Poujade* (1902, S. 206 und 219) berichtet, daß ein Weibchen im Juni und 5. Juli 1901 zwei Kokons verfertigt hat. Dann überwinterte das Tier und 1902 machte es am 1. und 20. Juli zwei andere Kokons.

Mehrere Tage, nachdem die Larven ausgekrochen sind, halten sie sich noch in dem Kokon auf. Unmittelbar, nachdem sie aus dem Ei geschlüpft sind, wachsen sie stark. Alles, was in dem Kokon ist (Eischalen, wolliges Gewebe) wird aufgefressen. Zuletzt benagen sie das Fensterchen unter dem Mast und schlüpfen dann aus. Mehrere Tage halten sie sich um und auf dem Kokon auf, kriechen auch oft durch das Fenster wieder hinein und verlassen ihn dann für immer.

Die Eier beherbergen nur sehr wenige Schmarotzer; Schlupfwespen habe ich nie ausgebrütet. Gefährliche Feinde sind dagegen die *Stratiomys*-Larven, die sich durch die Wände beißen und sich in dem Hohlraum aufrollen. Hier fressen sie die Eier. Oft sind die Kokons einer Lokalität von diesen Larven ganz durchlöchert und von einem Kokon können mehrere Schwänze von *Stratiomys*-Larven ausgehen. Über die *Graphoderes*-Eier siehe oben S. 230.

Außer den *Hydrophiliden*, die ihre Eierkokons absetzen, gibt es auch einige, die diese, bis die Jungen ausschlüpfen, mit sich tragen. Dies gilt jedenfalls von den *Helochares*- und *Spercheus*-Arten.

Helochares lividus ist ein kleiner, brauner Käfer, der im Mai und Juni überall häufig ist. Im Juni und Juli tragen die Weibchen ihre wunderschönen Eierkokons. Die Gespinstmasse derselben ist außerordentlich gering und läßt sich am besten als ein heller, leicht durchsichtiger Firnis-

überzug charakterisieren. Er ist so dünn, daß man durch denselben leicht die einzelnen Eier zählen kann. Diese sind in dem Kokon in einer ganz eigentümlichen Weise angeordnet. Auf der ganz planen Unterseite liegt in der Mitte ein mit der Längsachse des Tieres paralleles Ei, um dieses liegen strahlenförmig in einem Halbkreis 7 andere und in noch einem außerhalb diesem liegenden Halbkreis 17—19 andere; diese ca. 27 Eier bilden den Boden, worauf die übrigen ca. 40 Eier beinahe vertikal aufgestellt sind. Wie die Tiere diese ganz regelmäßige Anordnung der Eier ausführen, weiß ich nicht. Vorne ist der Eiersack mit zwei vorne und hinten sich ausbreitenden Gespinstfäden auf der Innenseite der Femora befestigt. Er geht sehr leicht ab.

Einen ganz anderen Eiersack findet man bei *Spercheus emarginatus*. Er ist hier von der Seite gesehen keilförmig. Die Unterseite und die Seite des Sackes sind von einem dicken, schmutzigweißen Gespinst gebildet, das, wenn die Eier ausgebrütet sind, persistiert und dort, wo die Tiere allgemein sind, leicht in den *Detritus*-Haufen zu finden ist. Die Anordnung der Eier ist in diesem Sack nicht besonders regelmäßig. Er ist vorne und, soweit ich sehen kann, auch mit seiner ganzen Oberseite an dem Abdomen des Weibchens befestigt. So lange das Tier ruhig umherkriecht, hängt der Eiersack weit abwärts und unter den Elythren. Fühlt das Tier sich dagegen beunruhigt, so wird das Abdomen aufwärts in dem sehr hohen Elythralraum geschlagen. Gleichzeitig wird der Kokon mit den Hinterbeinen gegen den Hinterleib gedrückt, und zwar so weit, daß die Unterseite beider eine ebene Fläche bildet und nun nicht mehr unter den Elythren herausragt.

Buhk (1910, S. 345) hat gezeigt, daß man auf den Elythren des Weibchens „in dem letzten Drittel derselben in der Nähe der Naht eine stark erhabene quergestellte Leiste" findet. Wenn nun das Weibchen sein Pygidium aufwärts schlägt, „schnappt es hierbei in die durch die Leisten beider Flügel gebildete Höhlung ein und wird so wie durch Riegel festgehalten. In seiner Form hat sich der Eierkokon ganz dem also gebildeten Raume angepaßt. Er kann deshalb fast gänzlich hineingedrückt werden und ist dann vor den Angriffen kleiner Feinde geschützt und beim Schwimmen nicht hinderlich".

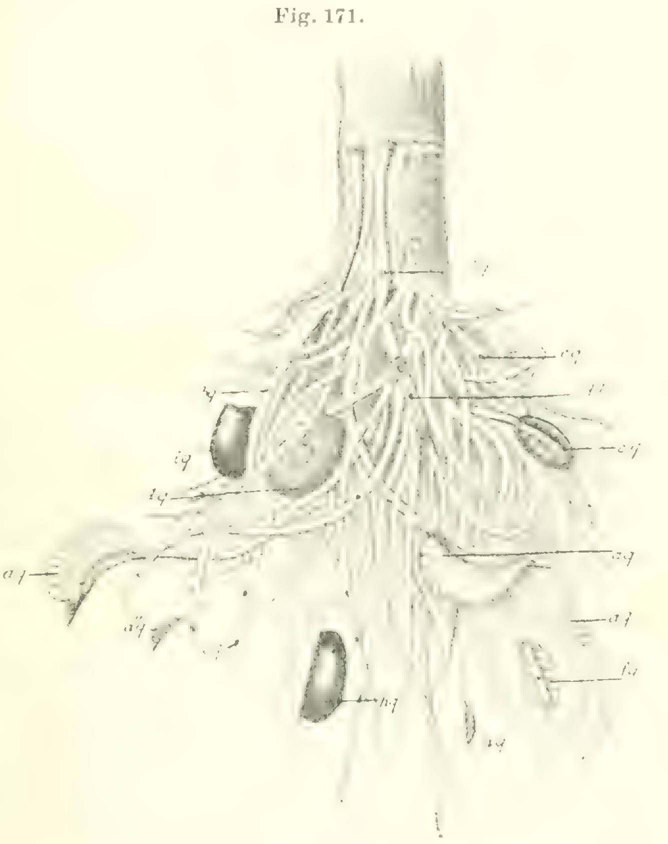
Den schönen Beobachtungen *Buhks*, die ich ganz bestätigen kann, kann nur hinzugefügt werden, daß *Spercheus* von allen *Hydrophiliden* die am stärksten gewölbte Form besitzt. Diese wird aus den oben genannten Strukturverhältnissen verständlich, weil sie erlauben, daß ein Platz unterhalb des Abdomens, wenn dieser ausgezogen und gegen die erwähnte Leiste gestützt ist, für den Eiersack entsteht. *Schlick* (1887, S. 26) hat beobachtet, daß ein Weibchen in der Zeit vom 20. April bis 4. Juni drei Eierkokons verfertigt hat.

Curculionidae.

Es war schon lange den Systematikern bekannt, daß eine nicht unbeträchtliche Anzahl Rüsselkäfer auf der Ufervegetation der Teiche

leben. Es hat sich in den letzten Jahren gezeigt, daß auch mehrere Arten sich weit hinaus auf die Vegetation der Oberfläche der Teiche begeben, ja daß es Arten gibt, die ein völlig aquatisches Leben auf den submersen Pflanzen führen. So lebt *Tanysphyrus Lemnae* auf *Lemna*-Arten; *Phytobius velatus* auf *Potamogeton* und *Litodactylus leucogaster* auf *Myriophyllum*. In der allerletzten Zeit ist eine auf *Azolla* lebende Art *Stenopelmus rufinasus* mit dieser Pflanze nach Europa übergeführt worden. Über das Leben dieser Curculioniden, besonders über Paarung und Eiablage wissen wir beinahe gar nichts; eben hat *Brocher* (1912, S. 180) eine kleine Arbeit über diese Tiere publiziert; ich selbst habe lange die drei obengenannten Arten gekannt und genau studiert; meine Untersuchungen sind aber noch nicht abgeschlossen. Ich bemerke nur, daß ich mehrere Jahre nacheinander die kleine *Bagous limosus* freischwimmend in der Natur gefunden und drei Wochen freischwimmend in Aquarien ohne Pflanzen gehalten habe. Ihre Nährpflanze ist *Potamogeton natans*; sie macht eine ganz ähnliche Kokon wie die *Donacien*.

Fig. 171.



Ranunculus lingua mit *Donacia dentipes* in verschiedenen Stadien.
bq Löcher von den Haken gebohrt. *iq* Verlassener alter Kokon. *dq* Angefangener, noch weicher Kokon. *aq* Halberwachsene Larve. *äq* Kleine Larve. *cq* Freßspur von Larve. *hq* Kokon. *gq* Boden des Kokons mit zwei Lochern. *eq* Boden eines nicht fertig gemachten Kokons. *äq* Erwachsene Larve.
Nach *Böving*.

Donaciidae.

Die *Donacien* bieten in mehreren Beziehungen höchst interessante biologische Verhältnisse. Besonders durch *Bövings* vorzügliche Untersuchungen sind wir mit der Biologie der Larven gut bekannt geworden. Die Biologie der Imagines ist im ganzen weniger bekannt. Während die Larven und Puppen am Boden der Gewässer leben (Fig. 171), sind die Imagines Lufttiere. Dies gilt jedoch nicht von den *Haemonia*-Arten, wenigstens nicht von der Hauptart *H. equiseti*, die, soviel ich weiß, auch als Imago nie an die Oberfläche kommen. Die übrigen Arten sind Sonnenscheintiere. Die *Plateumaris*-Arten leben hauptsächlich auf feuchten Wiesen mit Cyperaceen und Gräsern, nicht immer in unmittelbarer Nähe des Wassers. Hier sind sie besonders an den Blüten, z. B. Iris, Cyperaceen u. a., deren Blütenstaub sie fressen, zu finden. Die meisten übrigen eigentlichen Donaciaarten benagen die Blätter verschiedener Uferpflanzen *(Sparganium, Glyceria spectabilis,*

Typha). Einige Arten und besonders *D. crassipes* leben draußen auf den Schwimmblättern der Oberfläche der Teiche. Die Ufertiere findet man in Paarung auf den Pflanzen sitzend. *D. crassipes* fliegen im hellen Sonnenschein über die Teiche und paaren sich auf den Nymphaeaceenblättern. Oft kann ein einziges Blatt ca. 10 Paare aufweisen. Wenn dann die Männchen hier den Weibchen nachstreben, entfaltet sich ein fröhliches Insektenleben. Einige Arten, z. B. *D. (Plateumaris) micans*, sind wegen ihrer großen Farbenvariabilität bekannt. Beide Geschlechter variieren vom tiefsten Metallisch-Rot durch Orange, Gelb, Grün, Blau bis zu dem tiefsten Violett, beinahe Metallisch-Schwarz, d. h. das ganze Sonnenspektrum. Wenn diese prachtvoll glänzenden Tiere in allen möglichen Farben über die gelben Iriskronen kriechen oder in den Cyperaceenständen sitzen, bieten sie einen herrlichen Anblick. Ich vermutete, daß Tiere mit bestimmten Farben sich mit Tieren von derselben Farbe paarten, so daß z. B. grüne Männchen immer grüne Weibchen aufsuchten. Ich sammelte daher ca. 100 in Paarung sich befindende Individuen, fand aber, daß alle möglichen Farben sich untereinander paarten. Die Zahlen zeigten, daß hier gar keine Wahl oder Ordnung sich fand. Verglich ich aber die *Micans*-Kolonien in verschiedenen Seen, so fand ich, daß bald das eine Ende des Sonnenspektrums entweder ganz fehlte oder äußerst selten war. Entweder fehlten beinahe die tiefroten oder auch die tiefvioletten Formen; die Mittelfarben, die braunen, die überall die häufigsten waren, fehlten nie. Was diese kolossale Farbenvariabilität bedingt, wissen wir vorläufig nicht.

Nach Analogie mit den übrigen Donacien darf man vermuten, daß die Tiere ungefärbt in ihren Kokons an den Wurzeln der Pflanzen im Schlamm oder Wasser begraben liegen bleiben. Später steigen sie mit der für jedes einzige Individuum charakteristischen Farbe in den Sonnenschein herauf. Die Aufmerksamkeit der Variationsstatistiker und Erblichkeitsforscher lenke ich auf dieses wenig bekannte und vorzügliche Material hin.

Fig. 172. Eiermassen von *Donacia lemna*.

Fig. 173. Eier von *Donacia Menyanthidis* (?).

Fig. 174. Eier von *Donacia semicuprea*.

Über die Eiablage der Donacien liegen Angaben von *Kölliker*, *Mac Gillivray* und besonders von *Böving* und *Deibel* vor (Fig. 172 bis 174). Die meisten Arten legen ihre Eier auf ganz bestimmten Pflanzen ab. Es scheint, daß *Plateumaris nigra* nach *Böring* (nur Aquariumbeobachtung) ihre Eier vereinzelt oberhalb des Wassers auf Cyperaceen und Gräser absetzt. Die eigentlichen *Donacia*-Arten bringen ihre Eier entweder auf den Schwimmblättern oder auf Pflanzen, die in dem Wasser wachsen, an; einige Arten (*D. semi-*

cuprea, lemnae, bicolor gehen unter Wasser, andere *(D. crassipes, dentata, versicolorea)* sitzen auf der Vegetation der Oberfläche und mit der Legeröhre die Unterseite der Blätter mit Eiern belegend.

Am besten bekannt sind die schon von *Kölliker* beschriebenen *D. crassipes*. Durch die von den Imagines verfertigten, reihenweise angeordneten Löcher in den Blättern von *Nymphaea* und *Potamogeton natans* steckt das Weibchen sein Legerohr und legt um die Löcher auf der Unterseite des Blattes die Eier in einzelnen oder doppelten Halbkreisen. Die Löcher sind nicht von dem Weibchen, um durch dieselben seine Eier anzubringen, verfertigt. Sie rühren vielmehr von der Nahrungsaufnahme, die die nicht entfalteten Blätter trifft, her.

Über *D. versicolorea (bidens)* gibt *Deibel* (1910, S. 112) folgendes an: „Das Tier lief unruhig im Aquarium auf den dicht nebeneinander liegenden Blättern des Laichkrauts *(Potamogeton natans)* umher, wurde schließlich ruhiger und machte am Rande eines Blattes Halt. Nun ergriff der Käfer mit den Beinen ein Nachbarblatt, zog dieses zu sich herüber und hielt es mit dem 1. und 2. Beinpaare fest. Zwischen beide Blätter schob er nun die Legeröhre und erledigte sein Geschäft. 7 Stunden verharrte das Tier in dieser Stellung. Mit längeren und kürzeren Intervallen hatte es dann seine Eier (19 Stück) abgelegt. Das mit den Eiern entleerte weißliche Sekret klebt beim Erstarren die Blätter fest aneinander. Um die Spannung aufzuheben, frißt das Tier in den meisten Fällen das herangezogene Blatt, das einen Schutz gegen den Fraß und das Austrocknen der Eier bietet, so weit ab, daß es sich nur noch genügend bedeckt.“ Ähnliches gibt auch *Böving* an. Derselbe teilt mit, daß *D. lemnae* und *semicuprea* beziehungsweise auch *Sparganium ramosum* und *Glyceria spectabilis* ihre Eier in oblongen Kuchen, Reihen oder ordnungslosen Haufen unterhalb des Wassers absetzen.

Die Eier werden immer mit einer Gallertmasse angeklebt. Diese kann sehr dick, umfangreich und weiß sein. Bei den *Plateumaris*-Arten ist sie aber sehr dünn und farblos. *Haemonia* legt sicherlich ihre Eier unter Wasser ab. Nähere Angaben fehlen.

Einige Arten leben bei uns als Imagines von Anfang Mai bis Ende August. Die Flugzeit der meisten ist aber viel kürzer. Die meisten erscheinen erst Mitte Juni und verschwinden Anfang August. *Plateumaris braccata* erscheint Mitte Juni und verschwindet schon Anfang Juli.

Galleruca. An den Ufern unserer Teiche findet man mehrere Blattkäfer, von welchen wir hier nur ein paar Repräsentanten von dem Genus *Galleruca* erwähnen wollen. *G. nymphaeae* lebt in großen Mengen auf der Oberseite von *Nuphar*- und *Nymphaea*-Blättern. Sie und ihre Larven nagen die Oberhaut und das Mesenchym ab, die Oberhaut der Unterseite lassen sie sitzen. Diese verwelkt später und die Blätter haben dann ein ganz durchlöchertes Aussehen. Die Eier werden in Mengen von 15—30 Eiern auf der Oberseite der Blätter abgesetzt. Hier finden sich auch die Larven, Puppen und Imagines. Die Entwicklung geht außerordentlich schnell vor

sich. Die ersten Tiere finden sich auf den ganz jungen Blättern im Mai ein. Sie haben im Laufe des Sommers nicht weniger als 3 Generationen. Noch am 20. September kann man Larven auf den Blättern antreffen. Die letzten Tiere überwintern im Schilfe auf dem Lande.

10. Diptera.

Von den orthorrhaphen Dipteren leben als Larven im Süßwasser einige *Psychodiden* (Schmetterlingsmücken), *Tipuliden*, die Mücken der Familien *Culicidae* und *Chironomidae, Dixidae, Blepharoceridae, Ornephilidae* und *Simuliidae*; die *Stratiomyiden*, einige wenige *Tabaniden*, von den *Leptiden Atherix* und vielleicht einige *Hydrophorini*. Von den cycloraphen Dipteren kommen hier nur folgende in Betracht: einige *Syrphiden (Eristalis)* und einige *Muscarien*: Von den *Anthomyiae*, besonders *Calliophrys*, von den *Scatomyzidae Hydromyza livens*, von den *Tetanocerinae Tetanocera* und *Sepedon*, und von den *Ephydriden* besonders *Ephydra* und *Hydrellia*.

Es ist überaus schwierig, eine Darstellung unserer Kenntnisse der Paarungs- und Fortpflanzungsverhältnisse der Dipteren, die ihre Entwicklung mehr oder weniger im Süßwasser vollbringen, zu geben. Teils ist der Begriff Süßwasserdipteren, weil er gar keine Grenzen besitzt, undefinierbar, teils ist die Literatur in den letzten Jahren in ungeheurer Weise angewachsen. Viele Arbeiten sind ferner in schwer zugänglichen Zeitschriften erschienen. Hierzu kommt noch, daß eben die Dipteren die Insekten sind, womit der Referent bisher selbst am wenigsten gearbeitet hat. Es ist daher wohl möglich, daß teils wichtige Tatsachen übersehen, und daß teils unwichtige aufgenommen worden sind.

Psychodidae. Über die Fortpflanzungsverhältnisse der Psychodiden wissen wir leider nur sehr wenig.

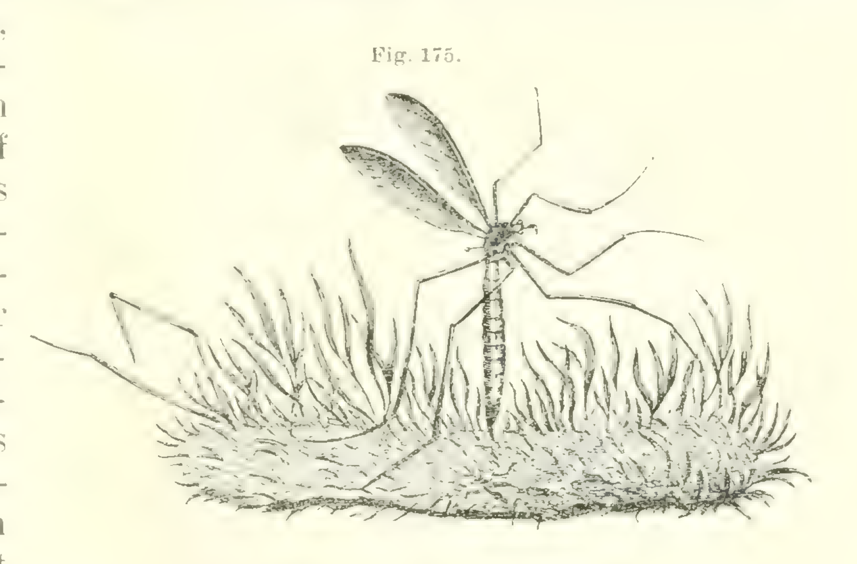
Dell (1905, S. 294) berichtet über die Paarung und Eiablage: „The large forceps is extended directly backwards and the abdomen of the male bent round, so that the hinder ends of the two bodies are brought into opposition. As usual in Nemocera the eggs are deposited in an elastic yelly like mass. They are irregularly arranged in it and unconnected with one another. The egg-mass thus formed is indefinite in shape and may be fixed to a stone or other solid object. The total length of an egg-mass may be 1—2 *mm*, and such an egg-mass commonly contains 35—40 eggs.“

Tipulidae. Die Fortpflanzungsverhältnisse der im Süßwasser lebenden Tipuliden sind nach *Réaumurs* schönen Untersuchungen nur wenig studiert worden. *Giard* (1895, S. CXCI) hat folgendes über *Tipula rufina* mitteilen können. Er sah zahlreiche Tipulamännchen über bestimmte Stellen einer mit Humus bedeckten Mauer eifrig umherfliegen. „En approchant je vis, qu'en chaque de ces points une femelle était en train d'éclore, les mâles se détachaient tour à tour de l'essaim, venaient se poser près d'elle au nombre de trois ou quatre la pressaient de leur pattes et de leurs ailes et semblaient s'efforcer de l'aider à sortir de sa dépouilles nymphale. Ce

manège se prolonge assez longtemps et le mâle le plus favorisé s'accouple aussitôt l'éclosion terminée avec la femelle encore immature."

Die Paarung findet meistens in sitzender Stellung statt. In den Schilfwäldern und in dem Grase der Ufer sieht man oft die Tipuliden in Paarung. Die Tiere liegen in Verlängerung voneinander mit den Köpfen in entgegengesetzten Richtungen. Stört man die Tiere, so können sie merkwürdigerweise, ohne daß sie voneinander gehen, in dieser Stellung davonfliegen. Doch sind sie, soweit ich sehen kann, nur imstande, vertikal zu fliegen, dann werden sie gern von dem Wind ergriffen und von diesem, indem sie die Flügel mehr als Fallschirm denn als Flugorgane gebrauchen, weitergeführt. Mehrmals habe ich in den Dämmerungsstunden über dem Furesee kleinere Tipuliden in dieser eigentümlichen Paarungsstellung schwebend gesehen. In den Dämmerungsstunden oder an trüben Tagen findet die Eiablage statt. Wie schon *Réaumur* es beschrieben hat, steht das Weibchen in senkrechter Stellung, teilweise schwebend, teilweise auf den letzten Beinpaaren gestützt auf dem Sande des Ufers (Fig. 175). Es hüpft, indem es sich immer vertikal hält, auf und nieder und mit seinem zugespitzten letzten Abdominalsegment bohrt es bei jeder hüpfenden Bewegung ein kleines Loch in die Erde und legt ein Ei ab. Die Eier sind lang, schmal und glänzend schwarz. Die Tiere lassen sich während der Eiablage so wenig stören, daß ich im Sande liegend mit der Lupe die Eiablage beobachten konnte. Ganz unregelmäßig ohne Ordnung werden die Eier, die unaufhörlich aus dem Abdomen abgehen, in den Sand eingesteckt. Hat das Tier in einigen Minuten auf demselben Fleck tanzend gestanden, so fliegt es einige Dezimeter weiter und beginnt wieder die Eiablage. Diese findet wohl immer außerhalb des Wassers statt, doch bei diesen amphipneustischen Arten immer an Lokalitäten, die später sich mit Wasser bedecken. Kennt man die Eiablagestätten der amphibischen Tipulaarten, so ist es im Sommerhalbjahr eine leichte Sache, in dem weißen Sande die zahlreichen, schwarzen Eier zu finden.

Fig. 175.



Tipula, eierlegend. Nach *Réaumur*.

In ähnlicher Weise beschreibt *Needham* (1908, S. 215) die Eiablage bei *Dicranomyia simulans*. Diese findet im morschen Holze nicht direkt im Wasser, sondern in der Algenzone der Kaie etc. statt: „The females stand on tiptoe with deflexed abdomen, and they swing the body up and down in rapid, shuttlelike vibration, freely rising and falling on the long

and widely outspread legs. Thus the point of the ovipositor is driven against the wet surface of the plank, thrusting almost as rapid as the needle bar of a sewing machine."

Die Eiablage mehrerer Tipuliden mit eigentümlichen in Süßwasser lebenden Larven wie *Dicranota, Triogma* und *Elliptera*, die auf überrieselten Kalkfelsen leben, ist leider unbekannt. Für *Dicranota* vermutet *Miall* (1895, S. 170), daß die Eier in Gallertmassen abgelegt werden: was *Triogma* anbelangt, habe ich die Weibchen oft auf den Moospolstern meiner Versuchsteiche, worin die Larven allgemein leben, kriechend gesehen. Hier werden auch sicherlich die Eier abgelegt.

Die Eier der *Phalacrocera replicata*, die als Larve hauptsächlich auf Fontinalis leben, sind von *S. Bengtson* (1897) und *Miall* (1897, S. 360) beschrieben und beide haben dieselben gefunden. Ich selbst habe oft die Eiablage gesehen. Das Weibchen sitzt gestützt auf ein Blatt auf der Oberfläche des Wassers und steckt die Spitze des Abdomens in die submersen Moosrasen hinein. Die Fontinalisblätter sind immer zusammengeschlagen und bilden natürliche Taschen, in welche das Tier sein Legerohr steckt. In jede Tasche legt das Tier 4—6 Eier. Oft sind die obersten Spitzen der Fontinalispolster ganz schwarz von den schwarzbraunen Eiern. Ausgehend von der Größe der Larven vermute ich, daß wir hier im Lande zwei Generationen im Jahre haben.

Ptychopteridae. Diese eigentümlichen Tiere habe ich oft in derselben Paarungsstellung wie die der Tipuliden gesehen. Doch habe ich sie während der Paarung nur sitzend beobachtet. Mehrmals habe ich die Weibchen, die man sonst zusammen mit den Männchen oft auf Dolden finden kann, auf faulem Schlamm an den Ufern von langsam fließenden Bächen sitzend gesehen. Sie sind wahrscheinlich eierlegend gewesen. Direkt habe ich aber nie Eiablage beobachtet, andere Forscher so viel ich weiß auch nicht.

Culicidae. Nachdem es sich gezeigt hat, daß die Culiciden als Krankheitsüberträger sowohl für uns Menschen als auch für unsere Haustiere eine überaus große Rolle spielen, ist eine beinahe überwältigende Literatur über die Biologie der Culiciden erschienen. Sie ist dadurch verursacht, daß die Bekämpfung der Feinde eine genaue Kenntnis der Biologie dieser Tiere (Eiablage, Lebensweise und Nahrung der Imagines, Überwinterung etc.) erfordert. Gleichzeitig damit ist auch das Studium der Anatomie der Tiere und speziell der Paarungsorgane wesentlich vertieft worden. Weil ferner die Mücken in südlicheren Gegenden als Krankheitsüberträger eine viel größere Rolle spielen als im Norden, so ist unsere Kenntnis des Lebens der Mücken dort viel größer als bei den hiesigen Arten. Wenn die Tiere die Puppenhaut verlassen haben, sammeln sie sich bekanntlich in großen Schwärmen. In der Literatur finden sich zahlreiche Mitteilungen über kolossale Mückenschwärme. Derartige Berichte liegen beinahe von allen Teilen der Erde, von den arktischen Ländern wie von den Tropen, von Pausanias bis zu unseren Tagen vor. Wir beschränken uns hier, zu bemerken, daß diese Schwärme von sehr vielen verschiedenen Mückenarten gebildet

werden können. Viele sind ganz unschädliche Tiere, die wegen ihrer reduzierten Mundteile gar nicht stechen können, und bei vielen Arten bilden nur die Männchen Schwärme. Indem wir also alle die Berichte über Mückenschwärme wie „Wolken, Rauchsäulen" etc. übergehen, wollen wir hier nur ein paar Phänomene, besonders die der Wanderungen und die der Lauterzeugungen der Schwärme kurz erwähnen.

Man könnte erwarten, daß die Mücken im Schwarmstadium großes Wandervermögen haben. Es scheint, als ob dieses im allgemeinen nicht zutrifft. Im ganzen sind die Schwärme ziemlich stationär. Nur die Saltmarshmoskitos sollen größere Reisen bis auf „ca. 40 miles" machen können (*Felt*, 1904, S. 248). Andere Beispiele sind von *Nuttall* und *Shipley* (1902, S. 63), *Dyar* (1904*b*, S. 174) gegeben worden. Ein schönes Kapitel hierüber findet sich bei *Howard* (1902, S. 16—28). Siehe auch *Grassi* (1900, S. 65).

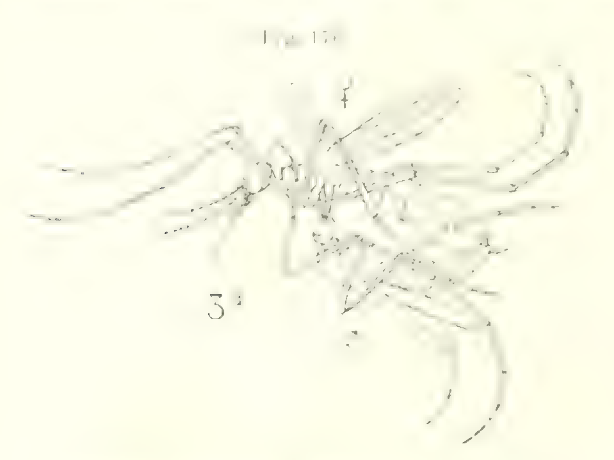
Es ist bekannt, daß die Mückenschwärme von Culiciden und Chironomiden singen. Es hat sich gezeigt, daß diese Töne für das Finden der Geschlechter von Bedeutung sind. *Osten Sacken* (1861, S. 52) hat gezeigt, daß die Note „la" eine Bewegung in dem Mückenschwarm hervorbringt. Die Mücken nähern sich dem Musikanten. In einer Reihe von Abhandlungen hat *Mayer* dies näher untersucht. *Blanchard* schreibt hierüber (1905, S. 50): „*Mayer* (1875, S. 349) englûe des Moustiques sur une tige de verre, puis met des diapasons en vibration: quelques sois antennaires se mettent à vibrer violemment quand résonne le diapason ut⁴, qui produit 512 vibrations par seconde; d'autres soies sont excitées par d'autres notes, mais la trépidation atteint son maximum quand résonnent les notes ut³, ut⁴ et ut⁵. Les sois auditives, dont la direction croise celles des ondes sonores, sont vivement excitées; celles qui ont la même direction que les ondes sonores le sont biens moins. Le mâle peut donc juger de la direction où se trouve la femelle." Das Organ, womit das Männchen die Töne auffängt, ist das sogenannte *Johnston*sche Organ, erst von *Johnston* (1855, S. 97) entdeckt und später von *Child* (1894, S. 475) näher untersucht. Es hat seinen Platz in dem zweiten eigentümlich geformten und besonders bei den Männchen sehr vergrößerten Antennenglied. *Nuttall* und *Shipley* haben sehr instruktive Beispiele gesammelt, die deutlich zeigen, daß die Tiere vorzüglich hören können (1902, S. 77). Der Ton, den die Weibchen, wenn fliegend, produzieren können, ist ré⁴. *Blanchard* sagt ferner: „Si l'on enlève les ailes, les pattes et la tête ils émettent une note encore plus aiguë, qui est due, pense-t-on à la vibration des bords des stigmales, sous l'action du courant d'air. Le son émis dans ces conditions s'étend de la³ bémol à si³ bémol chez la femelle de *Culex annulatus* de mi⁴ dièze à fa⁴ dièze chez le mâle." Für *Stegomyia* gibt *Goeldi* an, daß der Ton des Männchens 880 Vibrationen, der des Weibchens 480 Vibrationen hat. *Howard* (1902, S. 96) sagt, daß Anopheles auf einem tieferen Ton singt als „the common species of *Culex*".

Paarung. Bei *Stegomyia fasciata* hat *Low* (vide *Theobald*, III, S. 3) Paarung an demselben Tag, an dem die Tiere ausgekrochen sind, gesehen: für

Culex pipiens gibt *Theobald* (I, S. 65) an, daß die Männchen sich in kleinen Schwärmen „from 50 to a couple of 100“ sammelten. „On still evenings the females fly to the males, and are at once seized by them, the two then floating away in copula.“ Über *Culex fatigans* sagt *Goeldi*, daß die Männchen in großen Schwärmen sich in die Häuser begeben, um dort die Weibchen, die schon da sind, aufzusuchen. Wenn das Licht angezündet wird, sieht man zwei Schwärme, der eine besteht nur aus Männchen, der andere nur aus Weibchen. Einige Weibchen verlassen plötzlich den weiblichen Schwarm, steuern zu den männlichen über und werden augenblicklich ergriffen (Fig. 176—177).

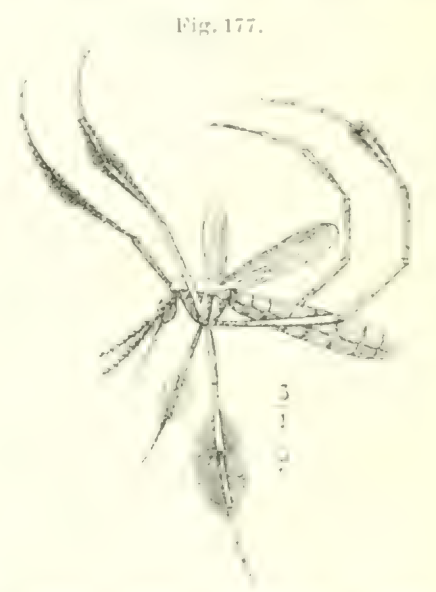
Auch bei *Knab* findet man Angaben über Arten mit männlichen und weiblichen Schwärmen. Über die Prärienmücke *Aëdes Spenceri* kann *Knab*

Fig. 176.



Stegomyia fasciata: Paarung. Nach *Goeldi*.

Fig. 177.



Sabetes longipes (Südamerika) schwebend. Nach *Goeldi*.

(1908 *b*, S. 543) folgendes mitteilen: „We thus each had two swarms of mosquitoes about us: the one of females kept about the lower part of our bodies, while the other one of males, kept above our heads. . . . The females approached the swarm from beneath and left it united with a male, the pair drifting away toward the ground and the union lasting but a short time.“ — Übrigens ist es wohl die Regel, daß nur die Männchen schwarmbildend sind, und daß die Weibchen in den Schwärmen hineinsteuern: *Knab* (1907 *c*, S. 2) hat für *Anopheles punctipennis* geschildert, wie kopulierende Paare „were seen falling out of the middle of the swarm, grappling each other as they fell. . . . If there is any choise made in the selection of a mate it must be on the part of the female, for there appears to be no effort made, or any struggle, on the part of the males to secure the female entering the swarm. Die besten Angaben über die Paarung der Culiciden findet man bei *Knab* (1907 *a*, S. 16; 1908 *b*, S. 540; 1907 *c*, S. 1). Für *Aëdes spenceri* gibt *Knab* an (1908, S. 52): They copulate face to face grasping each other with their long legs the female in the upper position, the male back downward“. Man hat beobachtet, daß die Paarung bei wenigen Arten „is face to face“. „It obtains in the species in which the claws of the

female are toothed. . . . The other mode appears to be common to all the species, in which the female has simple claws. In the case of these copulation likewise takes place in the air, but differs strikingly in they relative position of the two sexes. When the two sexes meet in the air, they grapple for a moment, until union is effected, then releasing their hold of each other continue flight united but facing in opposite directions. The heavier female drags the male after her, the longitudinal axes of their bodies forming a straight line. The writer has observed copulation in this manner in *Anopheles punctipennis, Culex pipiens* and *Dr. Dyar* in *Culiceta consobrinus.*" (*Knab,* 1907*a*, S. 17.)

Grassi (1901, S. 6) sagt über die Paarung von *Culex spathipalpis:* „Das Weibchen saß ruhig auf einer Holzschiene der Fensterscheiben, das Männchen haftete an dem Weibchen fest an, gleichfalls scheinbar unbeweglich, von Zeit zu Zeit bewegte es nur eins der vorderen Beine."

G. Gray laut *Theobald* (III, S. 143) schreibt, daß er bei *Stegomyia* Paarung beobachtet hat: „The male gets invariably under the female, who may or may not carry him off and complete the process in the air. The males fly from one female to another apparently never tired." Die Paarung dauert nur Sekunden. Eine ähnliche Darstellung gibt auch *Goeldi.*

Das Sperma des Männchens wird während der Paarung in die Spermatheceu (1—3) (*Neveu-Lemaire,* 1902, S. 173) des Weibchens eingegossen. Bei manchen Arten schreitet das Weibchen immer unmittelbar nach der Paarung zur Eiablage und die ungünstigen Perioden, in den arktischen Ländern der Winter, in den Tropen die Trockenzeit, werden dann in dem Ei- oder wahrscheinlich seltener in dem Larvenstadium zugebracht. Bei anderen Arten aber, die eine ganze Reihe Sommergenerationen produziert haben (*Culex pipiens, Anopheles maculipennis* u. a.), beginnen die Weibchen der letzten Generation nicht augenblicklich die Eiablage. Sie suchen, nachdem sie sich gepaart haben, die Häuser der Stadt und die Hütten der Eingeborenen auf und bringen aufgehängt in eigentümlichen Ruhestellungen den Winter zu. Das Sperma lebt dann in den Spermathecen des Weibchens mit. Erst im Frühjahr oder wenn die Trockenperiode aufgehört hat, schreitet es zur Eiablage.

Parthenogenesis kommt vielleicht ab und zu vor. Sicheres wissen wir jedoch nicht darüber (s. *Howard,* 1902, S. 4).

Die Männchen sterben im Herbst aus. Übereinstimmend hiermit ist die Lebezeit der Imagines in den Generationen dieser Arten eine sehr verschiedene. *Howard* (in *Nuttall* und *Shipley*, 1902, S. 64) konnte im Sommer *Anopheles* nur 8 Tage, im Herbst 50—60 Tage lebend halten.

Überwinterung als Imago ist die reguläre Überwinterungsweise für *Culex pipiens*, *Theobaldia annulatus* und *Anopheles maculipennis.* Der letztgenannte legt nach *Grassi* seine Eier in die Pontinischen Sümpfe von ca. 15. Februar an ab; im November findet man beinahe keine Larven mehr.

Andrerseits soll *Anopheles bifurcatus, Theobaldia nemorosa* und *Culex annulipes* als Ei überwintern; die Herbstweibchen legen ihre Eier ab und

sterben aus. *Howard* (1902, S. 6) erwähnt, daß *Smith* Larven in den gefrorenen Wassermengen in Saracenien gefunden hat, und daß sie, nachdem das Eis geschmolzen war, wieder auftauten.

Nuttall und *Shipley* geben an, daß die Moskitoschwärme von Alaska vermutlich als Larven überwintern sollen, *Finsch* (1876), daß die Culiciden der Tundren Sibiriens als Imagines unter dem Moose überwintern. Andere (siehe *Nuttall* und *Shipley*, 1902, S. 64) haben gesehen, daß die Mücken, noch wenn der Schnee 2—4 Fuß hoch war, herauskamen und diesen durch ihre Menge schwarz färbten. Neulich hat *Knab* (1904, S. 170 und 1908*b*, S. 540) gezeigt, daß die Culiciden von den Prärien des westlichen Kanada als Eier überwintern und daß ihr Leben als Larve, Puppe und Imago auf zirka 3—3½ Monat beschränkt ist. „The adult mosquitos of the Genus Aëdes", wozu die meisten der Moskitofauna von den nördlichen Prärien East U. S. A. hören „live a long time (2—2½ or 3 months) and lay their eggs late in summer. These eggs lie upon the ground until the following spring and then hatch in the water from the melted snow". *Galli Valerio* und *Rochaz de Jongh* haben in einer langen Reihe von Notizen (1902—1911) gezeigt, daß man in der Schweiz den ganzen Winter unter dem Eise sowohl *Culex*- als auch *Anopheles*-Larven finden kann, und daß sehr viele Culexlarven unter abgewelkten Blättern in den eingetrockneten und mit Schnee angefüllten Pfützen überwintern können. Diese Winterlarven, die sich in den letzten Tagen vom November finden, sind sehr klein und wachsen den ganzen Winter entweder nicht oder sehr wenig.

Ehe wir nun zu der Schilderung der Eiablage übergehen, müssen wir die blutsaugenden Eigenschaften, weil sie unzweifelhaft zu diesem Prozeß in Beziehung stehen, kurz erwähnen.

Die blutsaugenden Fähigkeiten sind bei den verschiedenen Mücken in sehr verschiedener Weise entwickelt.

Es gibt Arten, die überhaupt nicht Blut saugen, z. B. *Wyeomyia smithii*, *Culex territans*, *C. melanurus* und vielleicht das tropische Genus *Megarhinus*. Bei den meisten Arten saugen die Weibchen Blut, die Männchen dagegen nicht oder nur sehr selten. Laut *Howard* (1902, S. 38) soll das Männchen von *C. salinus* Blut saugen. Für mehrere *Aëdes*-Arten, z. B. *A. sylvestris* ist gezeigt worden, daß die Weibchen auf Blumen ebenso häufig sind wie die Männchen. Dennoch wissen wir, daß eben diese Weibchen eifrige Blutsauger sein können. Von einer anderen Art, *Aëdes spenceri*, finden sich nur die Männchen häufig auf Blumen. Die Weibchen, die furchtbare Blutsauger sind, sind hier nur selten anzutreffen.

Knab (1907*b*, S. 215), von dem diese Bemerkungen herrühren, sagt folgendes: „In fact in all the species recorded in the foregoing as flower visitors, the females suck blood. In these haematophagous females the nectar of flowers may be considered as a supplementary food, which prevents starvation, when blood is not available. With the males nectar appears to be the natural food."

Es scheint ferner, als ob eine blutsaugende Art nicht über ihr ganzes Ausbreitungsareal Blutsauger ist. So meint *Theobald* (I, S. 58), daß *Anopheles maculipennis* „does not bite“ in England, was übrigens andere verneint haben. Es sollen ferner Arten, wie *C. elegans,* vorkommen, bei denen beide Geschlechter Blut saugen.

Die meisten Arten überfallen Menschen und Säugetiere. Sie saugen aber auch Blut von Vögeln und Insekten, z. B. Schmetterlingslarven. Man hat sie auch saugend an Fischen gesehen. Es scheint, daß die Tiere über große Bezirke ihrer Ausbreitungsareale nur wenig Gelegenheit haben, Blut zu bekommen. Dies gilt besonders von den Mückenschwärmen der arktischen Region, die in so großen Massen auftreten können, daß arktische Expeditionen ihre Arbeit abbrechen mußten (*Bessels* auf 72 n. Br.). Man hat vermutet, daß die arktischen Vögel für diese Mücken eine Hauptrolle spielen.

Es ist eigentlich eine große Eigentümlichkeit, daß die Mücken Blut saugen. Es ist experimentell nachgewiesen, daß *Culex*-Weibchen 8 Wochen auf Bananenkost leben können. Für die Erhaltung des Lebens des Individuums ist Blut also gar nicht nötig. *Goeldi* hat gezeigt, wie es vermutlich geschehen ist, daß die *Culiciden* Blutsauger geworden sind. Ich zitiere nach *Knab* (1906, S. 61): „Few readers particularly in the tropics, have not had an opportunity to observe, how any scratch or wound on exposed parts of the body is persecuted by a multitude of small flies and related insects, which come to sip the blood-serum, a slightly sweetish substance. One also knows how during dry periods the margins of the eyes for example in the large mammals are persecuted by the same impertinent Diptera, attracted by the aqueous humor, with which the eye-ball is moistned. Now all these small Diptera . . . . . indicate the path gone over by the haemophiles. The Culicids primitively only sucking sweet juices became acquainted with animal blood through the blood-serum of wounds. The males contented themselves with this, the females reached the point of intentionally perforating the skin to gain possession of the desired liquid. Seconded in this mission by a stouter beak, better fitted for piercing than in the male, and thus taking advantage of the liquid so easily obtained to gain strength for the demands of egg production, a disposition to this proceeding would become a habit and normal, and finally an indispensable postulate. The sucking of blood acquired accidentally as a secondary habit becomes an essential factor in the mosquito's life in relation to the ripening of the sexual product of the female. Today these insects must have blood for the propagation of their species.“

Goeldi, der hauptsächlich mit Honig gefüttert hat, schließt aus experimentellen Untersuchungen an 220 *Stegomyia fasciata* und 260 *Culex fatigans* folgendes: Blutnahrung begünstigt und beschleunigt die Eiablage. Honig hat die entgegengesetzte Wirkung. Eiablage kann in Gefangenschaft mittelst Pflanzennahrung (Säfte, Honig) unterdrückt werden. Das Eiablagevermögen kann bei früher befruchteten *Stegomyia fasciata*-

Weibchen mittelst Honigdiät in 23—102 Tagen latent erhalten und dann mittelst Blutnahrung wieder ins Leben gerufen werden. Honig verlängert das Leben des Individuums, ist aber für die Spezies unvorteilhaft. Umgekehrt verkürzt Blutnahrung das Leben des Individuums, ist aber für die Spezies, weil sie die Eierproduktion begünstigt, vorteilhaft.

Blut ist nach *Goeldi* ein unentbehrlicher Faktor für die Produktion von reifen Eiern.

Soweit ich sehen kann, stimmen die meisten Forscher hierin mit *Goeldi* überein. *Grassi* und seine Schule gibt ganz dasselbe für *Anopheles* an. Andrerseits darf nicht verschwiegen werden, daß es auch ziemlich viele Forscher gibt, die entgegengesetzter Meinung sind. *Theobald* (I, S. 68) sagt, daß *Culex*-Weibchen, die in einem Keller überwintert hatten, erst schlank waren. 4 Wochen später begannen sie aber zu schwellen. „They had no meal of blood and yet they laid fertile eggs“, die später Larven gaben. *Nuttall* und *Shipley* (1902, S. 67) warnen sicherlich mit Recht zur Vorsicht. „Although there can be no doubt as to the necessity of blood for the propagation of the species *(Anopheles)* under the conditions of the experiments quoated above, it seems to us quite premature to lay down any law, which would apply to the life history of these insects under natural conditions. The facts that the insects did not propagate on banana and did on blood does not prove that blood is a condition sine qua non.“ (Siehe auch *Grünberg*, 1910, S. 52, *Giles*, 1902, S. 114.) *Giles* sagt: In India too the most usual constituent of the contents of the stomach of all the species I have examined in both sexes is pollen.

Trotzdem diese Untersuchungen noch nicht ganz abgeschlossen sind, so haben sie doch sehr viel Interessantes gebracht.

So zeigt *Goeldi* für *Stegomyia fasciata*, daß die Zeit zwischen Blutaufnahme und Eiablage sich auf 4, 5 Tage, für *Culex fatigans* sich auf 1, 8 Tage beläuft. *Grünberg* (1907, S. 51) gibt an, daß *Culex* die aufgenommene Blutmenge in 3 Tagen verdaut und saugt dann von neuem. Exemplare von *Anopheles* dagegen können nicht so lange ohne Nahrung bleiben, sondern verhungern schon nach 2 Tagen. Sie saugen täglich mehrere Tage nacheinander. *Nuttall* und *Shipley* (1901, S. 465) hat *Anopheles* 24 Stunden, *Gray Culex* 6 Stunden nach der Verwandlung blutsaugend gesehen. Um die ganze Eiermasse abgeben zu können, müssen jedenfalls *Stegomyia* nach *Goeldi* mehrmals nacheinander Blut saugen. Dasselbe gibt *Grassi* (1901, S. 106(für *Anopheles* an, ferner, daß die Blutmenge während der Reifung der Eier abnimmt. Sobald die Eier abgelegt sind, sterben die Weibchen ab.

Schaudinn (1904) hat gezeigt, daß die Speicheldrüsen nicht als Giftdrüsen anzusehen sind. Das Sekret derselben ist, wenn es unter die Haut gebracht wird, ganz wirkungslos. In dem Saugmagen aber, der erst Luft enthält, welche, ehe die Blutfüllung beginnt, ausgestoßen wird, finden sich Hefepilze, und es sind diese die, wenn sie unter die Haut gebracht werden, die Entzündung hervorrufen. Die Wirkungen des Mückenstiches wer-

den demnach jedenfalls durch ein von diesen Pilzen erzeugtes Enzym verursacht. Ob diese Angabe ganz einwandfrei ist, weiß ich nicht; über ältere Auffassungen siehe z. B. *Howard* (1902, S. 44).

Die Eiablage der Culiciden kann auf zwei verschiedene Arten vor sich gehen. Entweder werden die Eier in kleinen, auf der Oberfläche schwimmenden Kähnen zusammengestellt, oder sie werden vereinzelt abgelegt. Es scheint, als ob das erste die Regel für diejenigen Arten ist, die als Imagines überwintern und die Eiablage auf den im April eben aufgetauten Wasserlachen beginnen. Die andere Art der Eiablage ist für diejenigen Arten, die ihre Eier im Herbst ablegen und hauptsächlich als Eier, zum Teil vielleicht auch als Larven überwintern, die Regel. Die meisten Arten legen ihre Eier in kleinen Wasserpfützen ab. Einige in solchen, die beinahe ausgetrocknet sind, die aber später mit Wasser gefüllt werden; manche können sehr schmutziges Wasser gebrauchen, andere

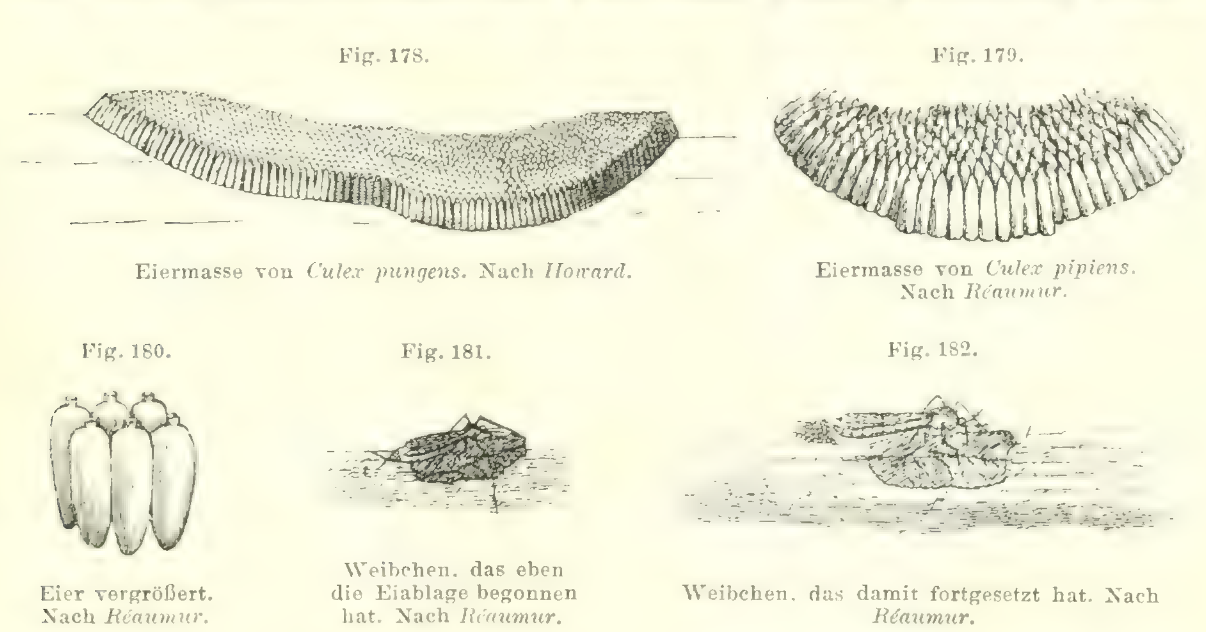


Fig. 178. Eiermasse von *Culex pungens*. Nach *Howard*.

Fig. 179. Eiermasse von *Culex pipiens*. Nach *Réaumur*.

Fig. 180. Eier vergrößert. Nach *Réaumur*.

Fig. 181. Weibchen, das eben die Eiablage begonnen hat. Nach *Réaumur*.

Fig. 182. Weibchen, das damit fortgesetzt hat. Nach *Réaumur*.

fordern reine Gewässer mit reichlichem Pflanzenleben, besonders Grünalgen. Sehr kleine Wasseransammlungen, wie Regengefäße, Töpfe, werden oft aufgesucht. Ja selbst in den Wasseransammlungen in Bromeliaceen und Saraceniaceen (*Knab*, 1905, S. 69) können Mückenlarven (übrigens Chironomiden) gefunden werden. Mehrere legen ihre Eier „out of the water, at the edge of the water film“ ab; „here the eggs remain untill they are submerged when the promptly hatch“ (*Knab*, 1910, S. 2). Wahrscheinlich die meisten, auch *Anopheles*, legen ihre Eier vereinzelt ab (Beispiel: *Culex cantans* [*Dyar*, 1904*d*, S. 36]). Sie werden oft lose abgeworfen und fließen dann häufig zusammen. Man bekommt dann leicht den Eindruck, als ob das Weibchen sie bei der Eiablage in besonderer Weise geordnet hat. Sie können auch an andere Objekte angeheftet werden (*C. atropalpus* [*Dyar*, 1903, S. 186]). Derselbe hat ferner gezeigt, daß Arten, die mehrere Bruten haben, sich, was die Eiablage anbelangt, verschieden verhalten: „The interestering point observed is that the early eggs are not

laid like the late fall ones in patches firmly adhering to the side of the vessel, but loosely and separately, scattered mostly over the surface of the water." (*Dyar,* 1904, S. 172: *C. atropalpus.*) Bei sehr vielen der einzeln abgelegten Eier hat man eigentümliche Schalenstrukturen, die alle dieselbe Bedeutung, wie der Schalenring der Statoblasten, die Luftkammerschicht der Daphnidenephippien etc. haben. So besitzen die Eier von *Anopheles maculipennis* seitliche Luftkammern, die das Untersinken verhindern (Fig. 178 bis 182).

Die Mückenkähne sind schon von *Réaumur* und vielen anderen Forschern genau beschrieben worden. Sie finden sich im Frühjahr in großen Mengen auf den kleinen Tümpeln und Seen; sie sind braunschwarz, schwach gebogen und enthalten 2—400 Eier. Diese stehen alle parallel zueinander und sind mit der langen Seite aneinander angeklebt. Das in



Eier von *Anopheles maculipennis*. Nach *Howard*. Links zwei Eier stark vergrößert, *A* von der Oberseite, *B* von der Unterseite; rechts Teil einer Eiermasse.

die Luft aufragende Ende des Eies ist zugespitzt, das andere, mit dem die Larve das Ei verläßt, ist dicker und besitzt ein Schwimmbecken, worauf die Eier auf der Oberfläche ruhen. Wenn die Larven die Bote verlassen, werden diese aufgelöst. Wie schon *Réaumur* bemerkt hat, kreuzt die Mücke die Hinterbeine und in dem dadurch entstandenen Winkel werden die Eier geordnet. Nach *Sack* (1912, S. 10) soll *C. pipiens* während der Eiablage auf einem Blatt, *C. cantans*, frei auf der Wasseroberfläche stehen. In den Füßen findet sich Luft, so daß das Weibchen auf dem Wasser stehen kann (*Giles,* 1902, S. 123). *Goeldi* behauptet für *Culex fatigans*, daß die ganze Basis des Kahnes mit einer Gelatineschicht bedeckt ist. Die Eiablage soll besonders in den Morgenstunden (5—6 Uhr) vor sich gehen (*Levander*, *Anopheles*, 1901—1902, S. 1 u. v. a.). Die schwimmenden Kähne sind immer trocken und ruhen auf einer Luftschicht „which protects them from the water" (*Howard*, 1902, S. 68).

Knab (1904*a*, S. 247) hat die Bildung der Eikähne bei *Culex territans* genau beobachten können: „Althougth the abdomen is bent almost straight downward, the mouth of the ovipositor is turned dorsally and upward so that the egg which appears with the tapering end foremost is pushed upward along the dorsal side of the abdomen until nearly the entire egg is exposed. A slight backward motion of the abdomen then pushes the egg against the cluster, the basal part of the egg being first brought in contact.“ Der Kahn enthielt 132 Eier in 8 Reihen geordnet: die letzte Hälfte war von 10·45—11·03 vormittags gemacht. „The mosquito sat face upward, the tips of her hind legs just touching the edge of the water. Her legs were placed well apart in the ordinary resting attitude, her abdomen turned abruptly downward.“

Corethrinae. Die Subfamilie *Corethrinae* enthält nur wenige Genera, wovon die wichtigsten *Corethra* und *Mochlonyx* sind. Im Gegensatz zu den meisten übrigen Culiciden sind sie ganz harmlose Tiere, die als Imagines höchstens Flüssigkeiten aufsaugen, dagegen gar nicht stechen können. Die *Corethra*-Larve ist die wohlbekannte Phantomlarve, die wegen ihrer großen Durchsichtigkeit und ihrer eigentümlichen Tracheenblasen anatomisch und physiologisch viel studiert worden ist. Über das Leben der Imagines wissen wir sehr wenig: nicht einmal die Eiablage ist beobachtet. Sie findet wahrscheinlich in der Nacht statt. Nach schönen Nächten kann man die Oberfläche der Uferregion kleiner Teiche zwischen den *Hydrocharis* und *Potamogeton*-Blättern beinahe von pfenniggroßen, schwarzen Scheiben bedeckt finden. In diesen liegen 100—150 schwarze Eier in sehr niedlicher spiraler Anordnung in Gallertmassen eingebettet: sie bilden kleine, an der Oberfläche fließende Scheiben, die, wenn sie zusammenstoßen, beinahe einen Teppich über die Oberfläche bilden können.

Über die Lebensweise des Genus *Mochlonyx* wissen wir nur sehr wenig. Die Heimat der eigentümlichen Larve sind sehr früh austrocknende Waldpfützen, deren Boden mit verwesenen Buchenblättern bedeckt und eigentlich nur im April oder Mai mit Wasser überdeckt sind. Hier findet man im April die Larve und ein wenig später die Puppe. Weil die Lachen schon im Mai ganz ausgetrocknet sind, müssen die Tiere entweder als Imagines oder als Ei — das letztere ist das wahrscheinlichste — überwintern. Mit Sicherheit sind die Eier nicht bekannt. *Galli Valerio* und *Rochat de Jong* (1910, S. 21) meinen, sie gefunden zu haben.

Die Familie *Chironomidae* oder *Tendipedidae* umfaßt eine große Menge Arten, die wir jedoch nur sehr wenig kennen. Die Tiere saugen, wenn man von einigen *Ceratopogon*-Arten absieht, nicht Blut, ja sie nehmen als vollkommene Insekten wahrscheinlich gar keine Nahrung zu sich. Von den Mundteilen sind nur die Palpen wohlentwickelt, die übrigen mehr oder weniger rudimentär. Der Darm ist entweder leer, oder er enthält nur eine grüne Flüssigkeit.

An bestimmten Tagen heben sich von Teichen und Seen ungeheure Massen von Mücken und sammeln sich besonders gegen Abend zu dicken

Wolken. Diese bestehen nur oder beinahe nur aus Männchen: die viel schwereren und größeren Weibchen findet man auf Gesträuchen oder im Grase. An den Ufern des Furesees können sie, während gleichzeitig die singenden Wolken und Rauchsäulen von Männchen mehrere Meter hoch in der Luft stehen, buchstäblich die Vegetation bedecken. Dann und wann sieht man, daß ein Weibchen sich erhebt, in die Wolken hineinstürzt und dann wahrscheinlich augenblicklich ergriffen wird. Wird das Wetter schlecht, so schlagen die Wolken sich auf die Ufervegetation nieder. Wenn ich mein Netz durch die Schwärme schlug und es geradezu von Mücken voll bekam, habe ich mehrmals in dieser dicken, schwarzen Masse kein einziges Weibchen gefunden. Nicht selten trifft man in den Schwärmen einzelne tanzende Empiden, die sich Beute aussuchen.

Fig. 185.



Abdomen von *Chironomus*, geöffnet. *al* Verdauungskanal. *gs* Glutendruse. Nach *Miall*.

Früher oder später kehren die Weibchen zu den Gewässern zurück, um ihre Eier zu legen.

Ich kenne sehr wenige Insektenfamilien, bei denen man eine so große Variation in der Form der Eiermassen und in dem Modus des Eierlegens findet. Ich fasse meine eigenen Beobachtungen im Folgenden zusammen:

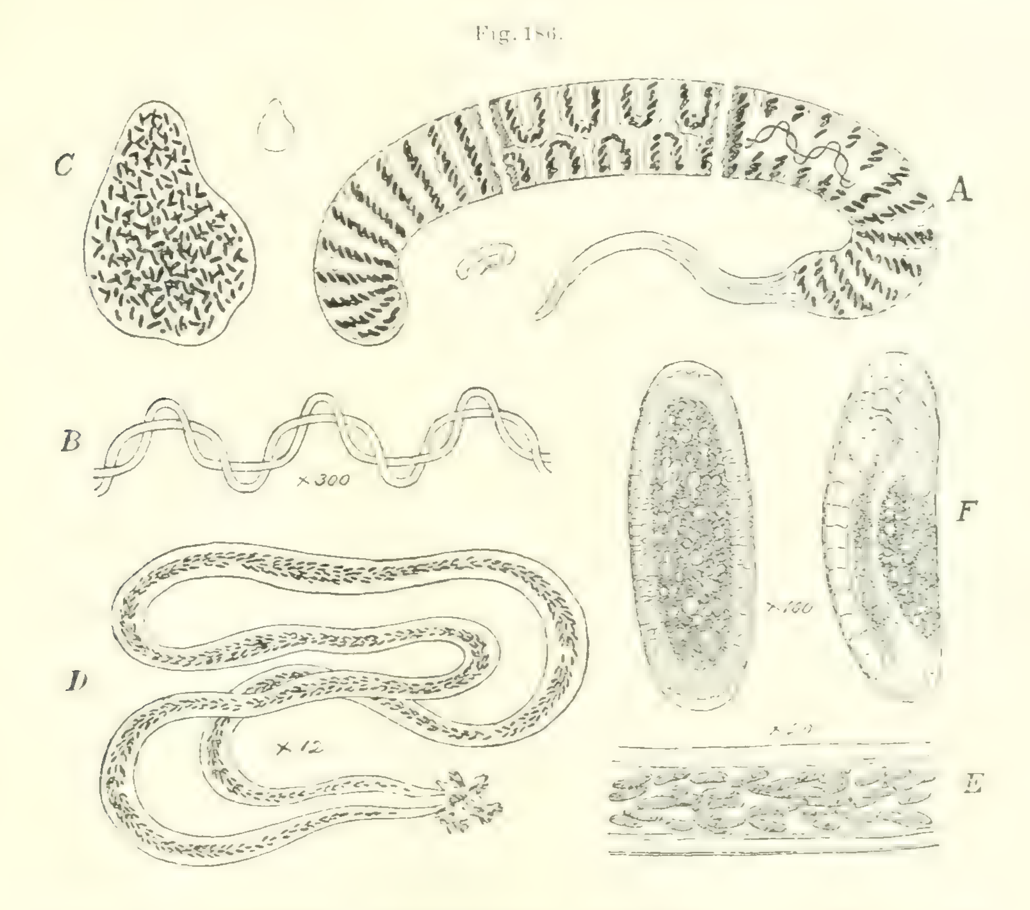
Gemeinsam sind den meisten Chironomiden die großen Gallertmassen, worin die Eier eingehüllt werden. Sie rühren von einer großen Drüse, die auf dem weiblichen Ausführungsgang der Geschlechtsprodukte sitzt, her (Fig. 185 *gs*). Diese Gallertmassen sind von sehr verschiedener Form; für einige Arten sind sie aber gegeben. Gemeinsam ist ferner auch, daß bei manchen Arten zahlreiche Weibchen auf einer und derselben Eiermasse arbeiten, oder daß jedenfalls viele Weibchen auf demselben Stein, demselben Pfahl gleichzeitig ihre Eiermassen absetzen. Dabei entstehen sehr große Eierhaufen, die wegen der großen Zahl der abgestorbenen Tiere noch größer werden. Die meisten Arten setzen sicherlich ihre Eier oberhalb des Wassers ab. Doch deutet die Lage zahlreicher Eiermassen entschieden darauf hin, daß sie auch unterhalb des Wassers gehen.

Liegt man in einem Boot eine Sommernacht auf dem Furesee, so sieht man aus dem Dunkel bald hier, bald da große schwere Mücken gegen das Boot steuern. Sie halten sich im Fluge alle ganz vertikal und dem Wasserspiegel sehr nahe; an der Spitze des Abdomens haben sie alle eine

schwarze Kugel; in dem Netze gefangen, wird diese immer abgeworfen. Sobald die Kugel ins Wasser gebracht wird, schwillt sie zu einem wurstähnlichen, ca. 3 *cm* langen und 1/2 *cm* dicken Strang an. In diesem liegen die Eier in schöner ringförmiger Anordnung, 20—40 Ringe in einem Strang.

Diese Mücken sind Chironomiden, die ihre Eier ganz pelagisch abgeben. Sie setzen sich auf die Oberfläche des Wassers, wo die Kugel abgelöst wird. Sie rühren wahrcheinlich von den größten Tiefen unserer Seen her. *Zschokke* (1911, S. 143) u. a. haben gezeigt, daß man Chiro-

Fig. 186.



Eiermassen von verschiedenen *Chironomus*-Arten. *A* Eierschnur von *C. dorsalis*; *B* Fiber. die *A* durchsetzen: *C* und *D* Eiermassen von anderen Arten; *D* Eierstrang, *E* vergrößert; *F* zwei Eier isoliert. Nach *Miall*

nomidenlarven noch in einer Tiefe von 200 *m* finden kann. Wahrscheinlich als Puppen, nachdem Luft sich unter der Puppenhaut angesammelt hat, steigen sie von diesen großen Tiefen selbst blitzschnell vertikal aufwärts; indem die Puppen gegen die Oberfläche schlagen, berstet die Haut und die Mücken fliegen davon. In den stillen Nächten hört man rings um das Boot einen Laut, als ob Luftblasen springen würden. Wenn man die Oberfläche mit dem Netze absucht, so bekommt man in demselben zahllose Puppenhäute. Am nächsten Morgen werden sie vom Winde zusammengefegt und auf den Windseiten des Sees in meterbreiten Streifen abgelagert. *Grimm* (1871, S. 31) hat früher gemeint, daß die Puppen dieser Tiefseechironomiden eierlegend seien, und daß wir also hier eine Paedogenese finden würden. Dies ist

sicherlich nicht richtig (siehe besonders *Zschokke*, 1911, S. 145). Paarung sah ich nie. Es ist wohl möglich, daß diese Tiere nie das Ufer erreichen, sich oberhalb der freien Wasseroberflächen paaren und unmittelbar nach der Eiablage absterben. Eine ähnliche Lebensweise dürfte vielleicht allen den Tiefseechironomiden gemeinsam sein (Fig. 186).

Die meisten Arten setzen ihren Laich nahe am Ufer ab. Im Juli bis August sind die Pfähle, die Phragmitesstengel und aufragenden Steine in dem Wassersaum mit gelben, fadenähnlichen Laichmassen bedeckt. Sie werden von Tausenden, oft $^1/_3$ *m* langen Fäden, die teilweise zusammengeklebt sind, gebildet. Jeder Faden ist als ein Gallertrohr anzusehen, in dessen Mitte eine Reihe von vielen Hunderten schrägliegenden Eiern sich finden. Jeder ist das Werk einer einzigen Mücke. An ruhigen Sommerabenden und Sommermorgen sieht man die Weibchen wie Wolken über solchen Stellen stehen. Nahe aneinander wie ein grauer Überzug sitzen sie auf den Steinen und Pfählen. Auf den Gallertmassen liegen den nächsten Morgen zahlreiche Leichen. Später werden die Eiermassen grau und zuletzt, ehe die Larven ausschlüpfen, beinahe schwarz. Diese Eiermassen rühren nach *Weltner* von *Chironomus silvestris* her (siehe *Weltner*, 1898, S. 63, *Ritter*, 1890, S. 409) (Fig. 187).

Fig. 187.

Eiermasse von *Chironomus*, auf Schilf angebracht. Nach *Weltner*.

Fig. 188.



Eiermasse von *Chironomus (Orthocladius)*. Vergr. 10. Nach *Miall*.

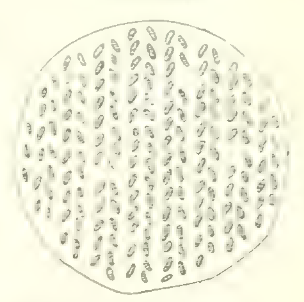
Andere mir unbekannte Arten setzen an den Ufern vom Furesee ihre Eier in Kugeln auf den Steinen ab. Jede Kugel wird von einem Spinnfaden getragen. Indem jeder Stein Hunderte solcher Kugeln tragen kann, und alle Steine solche aufweisen, wird das ganze Ufer mit einer Gallertschicht von Eierkugeln bedeckt. Die Schicht wird von den Wellen hin- und herbewegt. Bald wird sie mit Diatomeen und Schlamm bedeckt. Ca. 8 Tage später sind die Eier ausgebrütet und die unzähligen Larven suchen den Boden auf. Ganz ähnliche Eiermassen decken im Juli meilenweit die Ufervegetation des großen Arresees (Nordseeland). Auch sie gaben in Aquarien Chironomidenlarven.

Sehr eigentümliche, nur ca. $^3/_4$ *cm* lange, aufrechte, recht starre Gallertzylinder, die ich im August zahlreich auf Potamogetonpflanzen des Furesees fand, gaben in Aquarien ausgebrütet auch Chironomidenlarven.

In einem der Versuchsteiche, Funkenteich, Frederiksborg, waren am 1. Juli 1909 große Teile der Vegetation (*Equisetum, Ceratophyllum* u. a.) von kleinen scharf konturierten Kugeln, die erst weiß, später braun waren, bedeckt. Jede Kugel war mit einem Faden an die Pflanze befestigt. Zu Hunderten saßen die Kugeln sehr nahe aneinander auf den Pflanzen. Von diesen und ähnlichen Eiermassen rühren vielleicht die Chironomiden her, die minierend in den Blättern und Stengeln verschiedener unserer Wasserpflanzen leben.

Die schönsten Eiermassen sind doch die, welche nach *Miall* und *Hammond* (1905, S. 154) *Chironomus dorsalis* ablegen (Fig. 186 *A*). Sie sagen darüber: „In C. dorsalis the egg-mass is a transparent cylinder with rounded ends about 2 *cm* long, formed of a mucilage secreted by the glutengland in which the brownish eggs are imbedded. The eggs do not lie at random in the cylinder but are lodged in a special winding tube or eggpipe, which lies near the surface of the eggmass and makes many almost complet spires curving round from right to left and from left to right alternately. The interior of the cylinder is traversed by interwoven cords. As many as nineteen spires have been counted on one egg mass . . . .“ Eine Eiermasse enthält in allem ca. 850 Eier. Sie sind in dem Sommerhalbjahre überall auf der Vegetation sehr allgemein; doch werden sie, so viel ich weiß, immer vereinzelt und nicht in den großen Mengen wie die übrigen erwähnten gefunden.

Fig. 189.



Eiermasse von *Tanypus maculatus*. Nach *Miall*.

Mehrere, z. B. *Tanypus*, sollen nach *Blanchard* (1905, S. 31) u. a. ihre Eier in Scheiben regelmäßiger doppeltlinienförmiger Anordnung der Eier absetzen. Diese Eier habe ich noch nicht gesehen (Fig. 189).

Spätere Untersuchungen werden wahrscheinlich zeigen, daß diese sehr verschiedenen Eiermassen nicht für die Arten, viel eher für die Artengruppen charakteristisch sind; auch werden sie sicherlich viele andere Eiermassen zur Kenntnis bringen.

Ganz eigentümliche Verhältnisse finden sich bei dem Genus *Ceratopogon*. Die meisten sind, wie die übrigen Chironomiden, ganz unschädliche Tiere. Einige aber sind sehr lästige Blutsauger, die besonders wegen ihrer Kleinheit (sie erreichen oft nur eine Größe von 1 *mm*) eine wahre Landplage sind. Sehr viele leben als Larven in der Erde, in morschem Holz, Pilzen etc. Mehrere Arten, wozu, soviel ich weiß, eben die Blutsauger gehören, leben als Larven im Wasser. In mehreren der größeren Moore Neuseelands ist der Aufenthalt in den Monaten Juni, Juli wegen der *Ceratopogon*-Arten sehr unangenehm. Die Eiablage habe ich wohl nicht gesehen, dagegen die Eierkuchen in großen Mengen gefunden.

Auf den schwimmenden Inseln von jahresaltem *Scirpus Phragmites*-Material, auf Schwemmrasen von Detritus allerlei Art findet man im Juli und August dicke, beieinander sitzende, zirka $1/2$ cm^2 große flache Kuchen.

Sie sind tiefschwarz und mit einer dicken Gallertschicht umgeben. Diese ist vollkommen hyalin, hat auf der Oberfläche eine wabenähnliche Struktur und ist ferner von radiär verlaufenden Fäden durchsetzt. Jeder Kuchen enthält zirka 100—150 merkwürdig lange, sehr schmale, schwarzbraune Eier. Diese Eierkuchen gehören zu den gewöhnlichsten Eierkuchen unserer Teiche und Seen. In Aquarien ausgebrütet geben sie immer die sehr langgestreckten *Ceratopogon*-Larven. Nur wenige haben diese Eier gesehen. *Gercke* (1877, S. 1) fand Ende Mai 1876 in Conferva die mausgrauen, etwa $^{1}/_{3}$ Linie langen, sehr schmalen, glatthäutigen Eier in sternförmig geordneten Klümpchen von 100—150 Stück.

Bei den zu der *Ceratopogon*-Abteilung gehörenden Geschlechtern *Ceratolophus* und *Sphaeromyas* hat *Needham* und *Johannsen* (1905, S. 105 und 1907) die Eier und die Eiablage genau geschildert. *Needham* gibt für *Ceratolophus* an: „Selecting a suitable spot upon the rock, above the surface of the water, but splashed by the spray, the female begins egglaying. The eggs are laid rapidly about two per second, until several hundred eggs have been set upon end side by side in a little clump of about 5 *mm* in Diam. The eggs when first deposited are white but they soon become black."

Fig. 190.



Eiermasse von *Dixa*. Nach *Blanchard*.

Dixidae. Über die Eiablage der merkwürdigen Dixiden liegen nur wenige Beobachtungen vor. *Blanchard* (1905, S. 24) gibt an: „La ponte se fait dans les eaux stagnantes où à très faible courant, riches en végétation. Les oeufs sont renfermés dans une masse gélatineuse de forme irrégulière longue de 4 à 5 *mm* et large de 1 *mm* à 2 *mm*, ils sont disposés en séries transversales plus ou moins regulières, cette masse est d'abord soutenue sur les pattes postérieures de la femelle; puis la ponte achevée tombe au fond de l'eau" (Fig. 190).

Simuliidae. Die Simulien (Sandflies, Blackflies, Buffalognaths), wozu unter anderem auch die in den Donauländern wohlbekannte *Columbaczer*-Mücke gehört, sind als Blutsauger mit Recht sehr gefürchtet. In Lappland (*Fries*, 1824), in Ungarn, in Amerika (*Johannsen*, 1903, S. 340), in Afrika (*Austen*, 1909, S. 24) sind sie für Menschen wie für Tiere ganz furchtbar. Wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit und ihrer ganz unglaublichen Menge ist es unmöglich, sich gegen die Angriffe der Tiere zu schützen. Über die großen Verluste von Haustieren siehe besonders *Johannsen* (1903, S. 340).

Die Larven und Puppen leben in Bächen, oft in Gebirgsbächen mit schnellfließendem und schaumigem Wasser. Nach *Verdat* (1822, zitiert nach *Miall*) verwandeln die Tiere sich alle auf einmal. Die Puppenhaut wird mit Luft gefüllt und berstet zuletzt in der Mittellinie. In der dadurch frei gewordenen Luftblase liegt die Mücke, die mit ihr vollkommen trocken zu der Oberfläche steigt. Hier berstet die Luftblase und die Fliege läuft

augenblicklich auf der Oberfläche. Man hat beobachtet (*P. griseicollis*, *Austen*. 1909, S. 33), daß die ersten Schwärme aus Männchen bestehen können. Die späteren werden von den Weibchen gebildet. Nur die Weibchen sind Blutsauger; die Männchen finden sich auf Blumen. Wie Rauchsäulen schwebende Bänder und mächtige Wolken können sie über den Landschaften stehen. Im Gegensatz zu den meisten übrigen Mückenschwärmen sind sie ganz stumm; sie singen nicht und saugen besonders am Tage. Früher oder später kehren die Weibchen zu den Bächen zurück und legen hier ihre Eier ab. Die Eiablage ist oft beobachtet. *Needham* (1901, S. 408) schreibt: „The place selected is always at the edge of a little waterfall on a surface, that is intermittendly washed by the swaying current and so kept wet. Here the females flock and pile up great white masses of eggs which with a little age turn yellowish. Waves dash over them while ovipositing and often sweep them away but they at once return to their task.“ Über die *Columbaczer*-Mücke gibt *Johannsen* (1903, S. 345) an: „When first laid the eggs are enveloped in a yellowish white slime which becomes darker till finally it becomes black just before the emerging of the larva; the eggstage lasting about a week.“

Blepharoceridae und *Ornephilidae*. Die Eiablage dieser Tiere ist, so viel ich weiß, unbekannt.

Stratiomyidae. Die Larven der Stratiomyiden oder Wappenfliegen finden sich in großen Mengen in Teichen und Kleinseen. Die schönen, weiß- oder gelbgefleckten Weibchen setzen die Eier auf Pflanzen, Irisblätter etc. oberhalb des Wassers ab. Bei *Lampert* (1910, S. 163) ist von *Vosseler* eine solche Eiermasse abgebildet. Sie ist durch die regelmäßige Anordnung der Eier in mehreren Etagen charakterisiert. Ich habe oft diese Eiermassen gefunden. Es gelang mir jedoch nicht, sie zur Entwicklung zu bringen, und ich verlasse mich hier auf die Angaben bei *Lampert*.

Tabanidae. Nur wenige Tabaniden leben als Larven in Seen und Teichen und selbst die, welche sich hier heimisch fühlen, sind hauptsächlich in den mit Wasser durchzogenen Moosen, die an den Ufern der Moore und Teiche wachsen, zu finden. Diese Arten setzen ihre Eier, wie die Stratiomyiden, oberhalb des Wassers ab. Die Eiermassen, die erst weiß und später tiefschwarz werden, sind an den *Iris*, *Sparganium* und anderen Pflanzen der Versuchsteiche sehr allgemein. Sie sind bald wie flache Kuchen (*Chrysops*), bald mützenförmig (*Tabanus*) gebildet. Sie enthalten 3—400 Eier, die nicht so regelmäßig angeordnet sind, wie die Stratiomyideneier; doch sind sie alle in der Längsrichtung der Kuchen orientiert. Eiermassen von verschiedenen Tabaniden sind bei *Hart* (1895) schon beschrieben und abgebildet. *Lécaillon* (1905, S. 24) hat die Tiere eierlegend gesehen: „La femelle pondeuse construit la masse ovulaire en déposant les oeufs un à un et en commençant par le sommet. Tout au moins quand la masse a acquis une certaine largeur, les oeufs sont rangés par couches horizontales, plus ou moins régulières, la bordure inférieure de la masse faisant une saillie prononcée, ce qui est l'origine de la dépression de la

face inférieure" (Fig. 191—192). Siehe auch *Hine* (1906, S. 19), der Beobachtungen über Paarung und Eiablage gemacht hat.

Leptidae. Bei der Leptide *Atherix ibis*, dessen Larve im fließenden Wasser an untergetauchten Pfählen leben soll, findet man ganz eigentümliche Eiablageverhältnisse. *Grünberg* (1910, S. 143) gibt an: „Die Weibchen setzen sich an über den Wasserspiegel hängenden Baumzweigen in Klumpen zusammen und legen ihre weißlichen Eier ab, die zu Klümpchen verklebt einen traubenförmigen Haufen von fest aufeinander sitzenden Fliegen, sehr ähnlich einer Bienentraube, bilden. Es wurden Trauben von 16 *cm* Länge und 11 *cm* Breite gefunden, welche etwa 10.000 Fliegen enthielten. Die nach der Eiablage absterbenden Weibchen werden von den durch die ganze Masse zerstreuten und fest verkitteten Eierhaufen zusammengehalten. Die jungen Larven sollen sich zunächst von den Leibern der Müttertiere nähren, bis dadurch die ganze Masse den Zusammenhalt verliert und ins Wasser fällt (Fig. 193)."



Eiermassen von *Tabanus quatuornotatus Meig.* Vergr. Nach *Lécaillon.*

Syrphidae. Von den Syrphiden kommen hauptsächlich *Eristalis* und *Helophilus* in Betracht; hierher gehören die wohlbekannten Rattenschwanzlarven. Schon *Réaumur* hat die Eiablage beschrieben (siehe *Mial*, 1895, S. 213). Ich selbst habe oft die *Eristalis*-Fliegen eierlegend in faulem Schlamm gesehen, die weißen länglichen Eier gesammelt und die Larven in meine Gläser bekommen.

Wer oft mit seinem Boot auf den Teichen zwischen Wasserpflanzen liegt, sieht häufig auf der Vegetation zahlreiche kleinere schwarzblaue Fliegen herumlaufen. Sie fliegen wenig, laufen aber geschickt auf dem Wasser und gehen oft unter die Oberfläche. Über das Leben dieser Tiere kennt man nur sehr wenig. Eine sehr allgemeine Art ist die zu den *Scatomyziden* gehörende *Hydromyza livens*, deren Biologie von *Gercke* (1878), *Meijere* u. a. studiert worden ist. Die Larve lebt in *Nuphar*-Blättern, wo sie eigentümliche, schlingenförmige Freßgänge macht. Ich habe diese Larven und ihr Leben oft studiert. Wenn die Larve sich verpuppen soll, sucht sie immer die Blattstiele auf, an denen sie sich nahe an dem Blattfuß verpuppt. Die Fliege kriecht unter das Wasser und bohrt das Ei auf der Unterseite in das Blatt hinein; es wird nur halb eingebohrt. Falls das Ei in das Blatt nahe an dem Blattstiel eingebohrt wird, laufen die Freßgänge schlingenförmig; wird es weit von demselben eingebohrt, so läuft der Freß-

gang in gerader Linie bis an den Stiel. Das Erstere ist bei weitem das Häufigste. Der verschiedene Verlauf der Freßgänge — schlingenförmige und gerade — läßt sich sicherlich in der Weise erklären, daß die Larven, wenn die Eier nahe am Blattfuß eingebohrt sind, ehe sie, um sich zu verpuppen, in den Blattstiel einbohren, um die nötige Nahrung zu bekommen, einen Umweg machen müssen; dieses haben die Larven, die ihre Freßgänge weit entfernt von dem Blattfuß beginnen, nicht nötig. Oft bekommt ein Blatt 4—5 oder mehrere Eier, und man sieht dann im Spätherbst 4—5 Schlingen, die sich rosettenförmig um den Blattfuß ordnen.

Fig. 193.



Eier- und Fliegenhaufen von *Atherix ibis*. Nach *Frič* und *Varra*.

Viele der hier erwähnten, auf der Wasseroberfläche laufenden Arten gehören zu der Familie *Ephydridae*. Die Entwicklung einer *Hydrellia*- und *Ephydra*-Art ist bekannt. Die *Hydrellia*-Larven leben in Wasserpflanzen: *Lemna, Hydrocharis, Alisma, Stratiotes*. *Brocher* (1910, S. 1) hat die Lebensweise von *Hydrellia modesta*, dessen Eier aus *Potamogeton* abgesetzt werden, studiert. *Frauenfeld* (1866, S. 87) hat *H. albilabris*, *Lemnae*, und *Perris H. albifrons* als Larve minierend in *Alisma plantago* gefunden.

Die *Ephydra*-Arten entwickeln sich ganz besonders in Salinen und Salzseen, oft mit sehr großem Salzprozent. Mehrere finden sich auch im Süßwasser. In den Salzseen können sie in ganz ungeheuren Mengen auftreten. Siehe hierüber besonders *Jones* (1906, S. 153) und *Aldrich* (1912, S. 78). Die Larven und Puppen der Ephydren von Monolake, Nord-Amerika, dienen als Futter für die Indianer. An den Ufern von Great Salt lake treten sie in ungeheuren Massen auf. „The surface of the water from the shore out for a distance of about eighteen feet was perfectly covered with the adult flies. They made a black belt along the beach, that was visible for several miles as far as the shore line could

be seen. . . . . The minimum estimate would give about 370.000.000 flies to the mile of beach. In the summer evenings they congregate on the rails of the cut-off to such an extent, as often to stop the gasolinmotors used by track-men." Die Ufer und die Oberfläche sind mit schwimmenden Inseln von Larven und Puppen bedeckt. *Jones* (1906. S. 156) gibt, was die Eier anbelangt, Folgendes an: „eggs clothed with hairs about the smalle end usually sparsely, attached by the larger ends to floating bits of vegetation or puparia" (Fig. 194).

Fig. 194.

Eier von *Ephydra millbrae*. Nach *Jones*.

11. Hymenoptera.

Von der Mitte des neunzehnten Jahrhunderts datieren die ersten Kenntnisse über die Wasserhymenopteren. Nachdem *Lubbock* (1863, S. 135) zuerst die eigentümlichen Geschlechter *Polynema* und *Prestwichia* beschrieben hatte, zeigte *Ganin* (1869), daß eine der hierher gehörenden Arten eine ganz merkwürdige Entwicklung hat. Dann wurde lange Zeit recht wenig über diese Tiere gearbeitet. Erst von ca. 1900 an sind eine ganze Reihe kleinere Arbeiten erschienen. Mehrere größere sind in Vorbereitung. Es darf als eine Tatsache betrachtet werden, daß die Larven und Eier von Süßwasserinsekten bei weitem nicht in der Weise gegen Hymenopterenschmarotzer gesichert sind, wie man es früher geglaubt hat, ja daß ein ganzes Heer besonders von sehr kleinen Schlupfwespen die Süßwasserinsekten und hauptsächlich ihre Eier überfallen.

Vorläufig ist unsere Kenntnis dieser merkwürdigen, oft beinahe mikroskopischen Tiere äußerst gering. Ich selbst habe in den verflossenen Jahren, wenn ich die Eier der verschiedenen Süßwasserinsekten studierte, sehr oft Wespen in meinen Versuchsgläsern bekommen. Näher verfolgt habe ich diese Tiere nicht. Herr Mag. *Henriksen*, der mit dieser Frage in meinem Laboratorium beschäftigt war, hat mir zu den folgenden Seiten einige Erläuterungen gegeben, wofür ich ihm meinen besten Dank sage. Die Schlupfwespen des Wassers gehören fünf Familien an: *Chalcididae, Proctotrupidae, Ichneumonidae, Brachonidae* und *Agriotypidae*.

Chalcididae. Man kennt verschiedene Chalcididen, die in Eiern oder Kokons von Wassertieren schmarotzen. Es muß jedoch betont werden, daß die allermeisten in solchen Eiern und Kokons schmarotzen, die oberhalb des Wassers angebracht sind. So schmarotzt *Smiera sispes* in *Stratiomys*-Eiern (*G. W. Müller*, 1910, S. 1), *Monodontomerus obscurus* in *Haplodonta viridula* (*Lundbeck*, 1907, S. 16), *Pteromalus* in *Gyrinus natator*-Kokons (*Hellins*, 1881) u. a. Diese Tiere können eigentlich nur schwer als Süß-

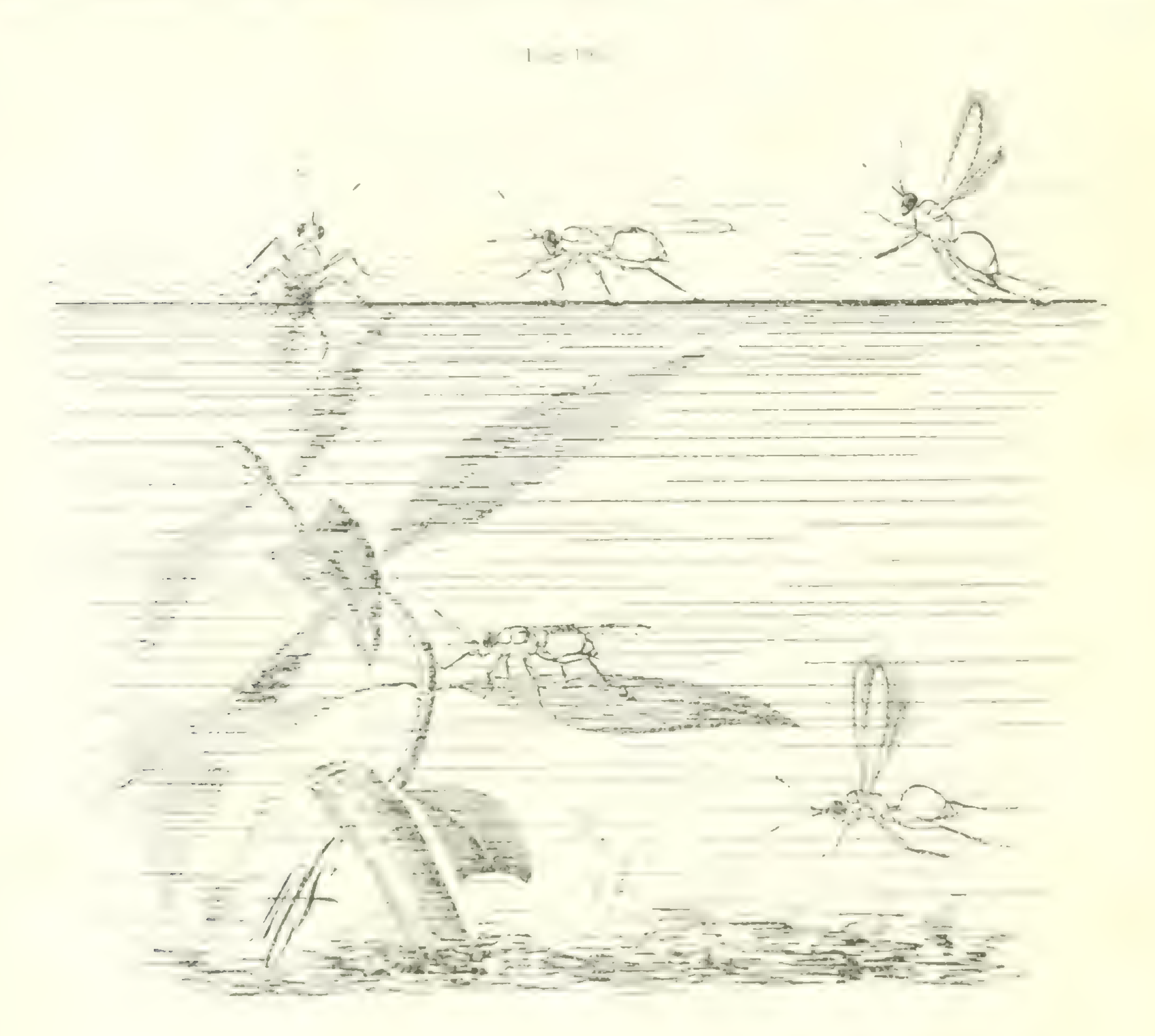
wasserhymenopteren angegeben werden. Nur ein Geschlecht *(Prestwichia)* mit *P. aquatica* geht sicher unter das Wasser und infiziert hier die Eier von sehr verschiedenen Süßwasserinsekten *(Colymbetes, Dytiscus, Pelobius, Agabus, Graphoderes, Agrion, Erytromma najas, Ranatra, Notonecta, Aphelocheirus).* Literatur hierüber siehe besonders: *Lubbock,* 1863; *de Stephani Perez,* 1902; *Willem,* 1896; *Ussing,* 1911; *Brocher,* 1911 u. a. Obwohl wir andere Seiten des Lebens des Tieres ganz gut kennen, wissen wir, soweit mir bekannt, nichts über die Art und Weise, in der es die Wirtseier ansteckt.

Die bisher bekannten Wasser-*Proctotrupiden* stecken alle Eier entweder in Wasserhemipteren oder Odonaten. So sind *Limnodytes*-Arten von *Gerris* und *Litus cynipserus* von *Limnobates*-Eiern ausgebrütet; *Anagrus*-Arten und *Anaphes cinctus (Polynema natans)* von Zygopteriden *(Calopteryx, Erytromma* und *Lestes).* Literatur hierüber siehe *Metschnikoff,* 1866; *Lubbock,* 1863; *Ganin,* 1869; *Enoch,* 1895; *Marchal,* 1900; *Brocher,* 1910; *Schulz,* 1910; *Heymons,* 1908—1912.

Für *Limnodytes gerriphagus Marchal* geben *Matheson* und *Crosby* an: „On June 16, 1911, we reared a species of Proctotrypidae from the eggs of a water strider *(Gerris remigis).* Both males and females were observed swimming actively under water by means of their wings. They readily broke the surface film and made their escape flying in the air. They were observed to re-enter the water and examine carefully the surface of the leaf as if searching for the eggs of their host. The eggs of Gerris are laid in a single row in gelatine on the under side of the floating leaves of aquatic plants. The females were observed ovipositing in the eggs of Gerris. In the field several of these parasites were found on the under side of a floating leaf on the egg mass of Gerris. Only a single parasite emerged from each egg.“ Dieselben Verf. haben auch *Cataphractus cinctus* aus den Eiern von *Notonecta* ausschlüpfen gesehen. „One of the parasitised eggs was removed from the stem and placed under the microscope. It contained four adults, one of which, a male was beginning to gnaw a hole in the end of the egg shell. . . . . In three cases we observed males and females apparently in copulation under water on the stems of the plants. We have not had opportunity to observe oviposition although females have been seen several times attempting to insert the ovipositor in the eggs of Notonecta which were nearly ready to hatch“ (Fig. 195).

Nur wenige Arten von der Familie *Ichneumonidae* können als Wasserhymenopteren betrachtet werden. Wohl schmarotzen mehrere in Süßwasserinsekten, jedoch hauptsächlich nur in Stadien, während derer diese sich oberhalb des Wassers befinden, z. B. *Hemiteles* in Kokons von Gyriniden. Einige finden sich auch in Larvenstadien, aber dann in solchen, die entweder in der Oberfläche fließen, wie die *Stratiomys*-Arten, oder in solchen, die in anormaler Weise auf sehr trockenem Boden zu liegen gekommen sind (*Phygadeuon dumetorum* in *Stratiomys*-Larven, *Hemiteles biannulatus* in *Limnophilus*-Arten). (Literatur siehe *Lundbeck,* 1907; *Siltala* und *Nielsen,* 1906, S. 382.)

Auch von den *Braconiden* sind vorläufig nur wenige Tiere als Schmarotzer in Süßwasserinsekten bekannt. In einem meiner Versuchsteiche waren die *Hydrocampen* sehr oft von einer Schlupfwespe infiziert. Außerhalb des silbernen Puppengespinstes der Schmetterlingslarve fand ich sehr oft einen kleinen, weißen Kokon, während im Gespinste selbst nur die traurigen Reste der Schmetterlingslarve zu finden waren. Später im Herbst lösten diese Kokons sich ab und fanden sich oft freischwimmend zwischen den Pflanzen. *Henriksen* hat mir mitgeteilt, daß die Wespe dem Genus



Cataphractus cinctus Walk. Nach dem Leben gezeichnet; in der Mitte ein Weibchen, das die in dem Blatte angebrachten Eier von *Notonecta* ansteckt. Nach *Matheson* and *Crosby*.

Microplites angehört. Bei der *Hydrellia*-Larve, die in *Potamogeton* lebt, hat *Brocher* 1910 die Braconide *Geardinaia urinator* schmarotzend gefunden.

Zu der Familie *Agryotypidae* gehört eine der merkwürdigsten Süßwasserhymenopteren *Agryotypus armatus*, der bei verschiedenen Phryganeenlarven, besonders *Goëra* und *Silo*, schmarotzt. Schon *v. Siebold* bekannt, wurde das Tier besonders von *Klapalek* (1889, S. 339) untersucht. Trotzdem es auch später von verschiedenen Forschern (z. B. *G. W. Müller*, 1889, S. 1132) beobachtet worden ist, wissen wir nur wenig über seine Lebensweise. Die sogenannten agryotypierten Phryganeengehäuse, die durch

ein langes von der Schmarotzerlarve verfertigtes chitinartiges Band gekennzeichnet sind, finden sich auch in meinem Untersuchungsareal sehr allgemein.

An einem schönen Frühlingstage, den 20. April, befand ich mich, um Ephemeriden zu studieren, an einem kleinen Bach, in dem ich oft im Herbst sehr viele agryotypierte *Silo*-Larven gefunden hatte. Über den Bach flogen Hunderte von den 1½ *cm* großen, beinahe schwarzen Wespen. Tanzend standen sie in den Sonnenstrahlen, die durch das Laub fielen. Sehr viele liefen fliegend über die Wellen, saßen auf den Steinen und gingen von da in das Wasser. In dem rasch fließenden Bach war es unmöglich, die Tiere unter dem Wasser zu studieren, und es gelang mir nie, die Eiablage zu sehen. Leider wurde die vielleicht einzige Gelegenheit, die Tiere zu beobachten, nicht völlig ausgenützt. In den folgenden Tagen trat eine Regenperiode ein, und als die Sonne wieder schien, und ich mich an der Lokalität befand, war kein Tier mehr zu sehen. Mit diesen Beobachtungen übereinstimmende Befunde hat schon *Klapalek* 1889 erhoben, so viel ich weiß aber auch nicht andere gemacht. Näheres über Paarung und Eiablage liegt nicht vor.

Literatur.

Plecoptera.

1878. *A. Brand,* Über den rudimentären Hermaphroditismus bei Perliden. Zool. Anz., **1**, S. 391.

1874. *A. Gerstaecker,* Über das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., **24**, S. 204.

* 1901. *L. Kathariner,* Zur Biologie von Perla maxima. Allg. Zeitschr. f. Entom. Neudam, **6**, S. 258.

1910. *F. Neeracher,* Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel. Rev. suisse de Zool., **18**, p. 497.

1851. *E. Newport,* On the anatomy and affinity of Pteronarcys regalis Transact. Linnean Soc., **20**, p. 425.

1909. *Riesen,* Begattung von *Perla maxima.* Berliner entom. Zeitg., **54**, S. 35.

1912. *E. Schoenemund,* Zur Biologie und Morphologie einiger Perlaarten. Zool. Jahrb., **34**, Abt. Anat.

1834. *F. J. Pictet,* Recherches pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Phryganides. Génève.

* 1903. *F. Ris,* Einiges über kurzflügelige Perliden. Mitteil. d. Schweizer Entom. Ges., **10**, S. 443.

Ephemeriden.

1909. *W. La Baume,* Über die Metamorphose der Ephemeriden. Sitzungsb. naturw. Fr. Berlin, S. 137.

1907. *C. Bernhard,* Über die vivipare Ephemeride *Cloëon dipterum.* Biol. Zentralbl., 27, S. 467.

1878. *Al. Brand,* Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.

* 1848. *Burmeister,* Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Ephemeriden d'Altons. Zeitg. f. Zool. u. Paläont., Vol. I.

1877. *L. Calori,* Sur la génération vivipare de *Cloë diptera.* Bull. Soc. d'Etude scient. nat. Nîmes, **5**, pag. 129.

1896. *Causard*, Sur un Ephemère vivipare. *Cloëopsis diptera.* C. R. Ac. Sci. Paris, **128.** pag. 705.
1848. *C. Cornelius*, Beiträge zur näheren Kenntnis der *Palingenia longicauda.* Elberfeld 1848.
1910. *H. Drenkelfort*, Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphlurus lacustris*, Eaton. Zool. Jahrb., Abt. Anat., **29.** S. 527.
1888. *A. Fritze*, Über den Darmkanal der Ephemeriden. Ber. Naturg. Ges., Freiburg. **4.** S. 59.
1868. *H. Grenacher*, Beiträge zur Kenntnis des Eies der Ephemeriden. Zeitschr. f. wiss. Zool., **18.** S. 95.
1903. *J. Gros*, Über das *Palmén*sche Organ der Ephemeriden. Zool. Jahrb., Abt. Anat., **19.** S. 91.
1887. *F. M. Halford*, Note on the oviposition and the duration of the egg-stage of *Ephemerella ignita.* Entom. Month. Mag., **23**, pag. 235.
1896. *R. Heymons*, Über die Lebensweise und Entwicklung von *Ephemera vulgata.* Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde. Berlin, S. 82.
1896. Derselbe, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abh. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss.
1897. Derselbe, Über den Nachweis der Vivipari bei den Eintagsfliegen. Zool. Anz., **20**, S. 205.
1880. *Mac Lachlan*, *Oligoneuria rheana.* Entom. Month. Mag., **17**, S. 163.
1895. *Miall*, Natural history of aquatic insects. London.
1911. *A. H. Morgan*, May-flies of Fall creek. Ann. of the Entom. Soc. of America, **4**, pag. 93.
1910. *F. Neeracher*, Die Insektenfauna des Rheins und seiner Zuflüsse bei Basel. Revue suisse de Zool., **18**, pag. 497.
1884. *J. A. Palmén*, Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Leipzig 1884.
1837. *v. Siebold*, Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere. Arch. f. Anat. u. Phys., S. 425.
1904. *Slade*, Ephemeride reentering water. Entom. Mag., London, **40**, pag. 15.
1907. *R. Sternfeld*, Die Verkümmerung der Mundteile und der Funktionswechsel des Darms bei den Ephemeriden. Zool. Jahrb., Abt. Anat., **24**, S. 415.
1913. *G. Ulmer*, Ephemeriden aus Java. Notes from the Leyden Museum, **35**, pag. 102.

Odonata.

1885. *C. A. Davis*, The breeding habits of some of our dragonflies. Entom. Amer., **1**, pag 18.
1905. *Drabble*, Oviposition in *Cordulegaster.* pag. 310.
1880. *Gerard*, Notes on the eggs and larve of an unknown dragon fly. Amer. Entom., pag. 174.
1896. *R. Heymons*, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abh. königl. preuß. Akad. der Wiss. Berlin, XI.
1900. *W. J. Lucas*, British Dragon flies. London.
1901. *J. G. Needham*, Aquatic insects in the Adirondacks. Bull. 47, New York State Mus.
1900. *J. G. Needham*, The fruiting of the blue flag (*Iris versicolor*). Amer. Natur., **34**, pag. 374.
1903. *J. G. Needham*, Life history of Odonata. Bull. New York State Mas., **68**, pag. 218
1902. *Abbé Pierre*, Sur la ponte d'un Nevroptère cecidozoon *Lestes virides.* Rev. Scienc. Bourb.
1904. *Pierre Abbé*, L'éclosion des oeufs de *Lestes virides.* Ann. de la Soc. de France. **73**, pag. 477.
1905. *F. Ris*, Oviposition in *Cordulegaster.* Entom. News **16**, pag. 113.
1910. *F. Ris*, Kopulationsmarken bei Libellen. Deutsche entom. Nationalbibl., **1**, pag. 70.

1838—1841. *v. Siebold,* Über die Fortpflanzungsweise der Libelluliden. Germars Zeitschr. für Entom. 11.

1909. *J. Tillyard,* Studies in the life history of australian Odonata. Proceed. Linnean Soc. N. S. Wales, **34**, pag. 256.

1889. *W. Weltner,* Laichformen von Insekten. Sitzungsber. Ges. Nat. Freunde Berlin.

1902. *E. B. Williamson,* A List of the Dragonflies observed in Western Pennsylvania. Entom. News, **13**, pag. 65.

1905. *E. B. Williamson,* Oviposition in *Tetragoneuria.* Entom. News, **16**, pag. 255.

1906. *E. B. Williamson,* Copulation of Odonata. Entom. News, **13**, pag. 143.

1907. *E. B. Williamson,* A collecting trip north of Sault Ste. Marie, Ontario. The Ohio Naturalist, **7**, pag. 129.

Hemiptera.

1911. *P. Brocher,* Observations biologiques sur quelques insectes aquatiques. Annales de Biologie lacustre, **4**, pag. 3.

1909. *A. Delcourt,* Recherches sur la variabilité du Genre *Notonecta.* Bull. scientif. de la France et de la Belgique, 7e sér., **43**, pag. 373.

1886. *G. Dimmock, Belostomida* and other Fish-destroyering bugs. Bull. U. St. Fish Commission, pag. 353.

1900. *F. Enock,* On the oviposition of *Ranatra linearis.* Entom. Month. Mag. (2), **11**, pag. 161.

1878. *S. A. Forbes,* Breeding habits of *Corixa.* American Naturalist, **12**, pag. 820.

1910. *J. Hagemann,* Beiträge zur Kenntnis von *Corixa.* Zool. Jahrb., Abt. Anat., **30**, S. 373.

1900. *A. Handlirsch,* Zur Kenntnis der Stridulationsorgane bei den Rhynchoten. **15**, S. 127.

1911. *J. Hoppe,* Die Atmung von *Notonecta glauca.* Zool. Jahrb., Abt. Phys., **31**, S. 1, Dissert.

1887. *Korschelt,* Über die Bildung des Chorions, der Micropylen und der Chorionanhänge bei den Insekteneiern. Nova Acta Acad. Leopold Carol., **51**, pag. 85.

1887. Derselbe, Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Zeitschr. f. wiss. Zool., **45**, S. 327.

1909. *Th. Kuhlgatz,* Rhynchota in: Die Süßwasserfauna Deutschlands. H. 7, S. 37.

1895. *L. C. Miall,* The natural history of aquatic insects. London.

1907. *J. G. Needham,* The eggs of *Benacus* and their hatching. Entom. News, **18**, pag. 113.

1875. *M. Régimbart,* Observations sur la ponte du *Dytiscus marginalis* et de quelques autres insectes aquatiques. Annales Soc. Entom. France, 5e sér., **5**, pag. 201.

1895. *E. Schmidt,* Über die Beteilung der Männchen einiger Belostomiden an der Brutpflege. Sitzungsber. Naturf. Freunde Berlin, S. 38.

1899. *F. W. Slater,* The egg-carrying habit of *Zaitha.* Amer. Nat., **33**, pag. 931.

1903. *J. R. de la Torre Bueno,* Brief notes toward the life history of *Pelocoris femorata.* Journ. N. York Ent. Soc., **11**, pag. 166.

1905 *a)* Derselbe, The genus *Notonecta* in America North of Mexico. Ibid., **13**, pag. 143.

1905 *b)* Derselbe, The tonal apparatus of *Ranatra quadridentata.* Canadian Entomologist, pag. 85.

1906. Derselbe, Life histories of North American water-bugs II *(Ranatra).* Canadian Entomologist, pag. 242.

1910. Derselbe, Life histories of North American water-bugs III *(Microvelia, Belostoma).* Canadian Entomologist, pag. 176.

1911. Derselbe, The Gerrids of the atlantic States. Transact. Entom. Soc., **37**, pag. 243.

1910. *H. Ussing,* Beiträge zur Biologie der Wasserwanze *Aphelocheirus Montandoni.* Intern. Revue, **3**, pag. 115.

1857. *Virlet d'Aout*, De la formation des oolithes et des masses nodulaires en général. Bull. de la Soc. Géol. de France. 2e sér.. **15**. pag. 187 mit Literatur.

1912. *H. Wefelscheid*, Über die Biologie und Anatomie von *Plea minutissima*. Zool. Jahrb., Syst., **32**. S. 389.

Neuroptera.

1903. *K. C. Davis*, *Sialida* of North and South America. Bull. New York Mus., **68**. pag. 442—486. mit Literaturangaben.

1909. *R.* u. *H. Heymons*, Neuroptera in der Süßwasserfauna Deutschlands. H. 7, S. 17.

1901. *J. G. Needham*, Aquatic insects in the Adirondacks. Bull. N. Y. State Museum. **47**. pag. 540.

1876. *C. V. Riley*, On the curious eggmass of *Corydalus comitus*. Proceed. Amer. Ass. Adv. Sc., **25**. pag. 275.

Trichoptera.

1906. *A. J. Siltala*, Über den Laich der Trichopteren. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica. **28**. Nr. 4. Hier ist die ganze Literatur zitiert.

1910. *C. Wesenberg-Lund*, Über die Biologie von *Glyphotaelius punctato-lineatus*. Intern. Revue. **3**, S. 93.

1911. Derselbe, Über die Biologie der *Phryganea grandis* und über die Mechanik ihres Gehäusebaues. Ibid., **4**, pag. 65.

Lepidoptera.

1910. *Wm. Forbes*, The aquatic caterpillars of Lake Quinsigamond Psyche. Boston Mass., **17**. pag. 219.

1906. *H. Haupt*, Wie versorgen sich Raupe und Puppe des Wasserschmetterlings *Acentropus niveus* mit Atemluft. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde. **4**. S. 18.

1910. *K. Lampert*, Das Leben der Binnengewässer.

1907. *H. Lübben*, Über die Lebensgewohnheiten von *Cataclysta lemnata* Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., **3**, S. 174.

1884. *G. W. Müller*, Über einige im Wasser lebende Schmetterlingsraupen Brasiliens. Archiv f. Naturgesch., **50**, Bd. 1, S. 194.

1892. Derselbe, Beobachtungen an im Wasser lebenden Schmetterlingsraupen. Zool. Jahrb., Bd. 6, Syst., S. 617.

1908. *M. Nigmann*, Anatomie und Biologie von *Acentropus niveus*. Ibid., **26**, S. 489. Hierzu großes Literaturverz.

1869—1878. *Cz. C. Ritsema*, Viele Arbeiten, hauptsächlich in Tijdschr. Entomol., siehe *Nigmann*.

Coleoptera.

1910. *F. Balfour Browne*, On the life history of *Hydrobius fuscipes*. Transact. Roy. Soc. Edinburgh, **47**, pag. 317.

1911. *F. Brocher*, Observations biologiques sur quelques Curculionidés aquatiques. Ann. de Biol. lacustre. **5**. pag. 180.

1910. *F. Buhk*, Lebensweise und Entwicklung von *Spercheus emarginatus*. Entom. Rundschau, Stuttgart. **27**. S. 127.

1910. Derselbe, Stridulationsorgan bei *Spercheus emarginatus*. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., **6**, S. 342.

1910. *A. Böving*, Natural history of the larvae of *Donaciinae*. Internationale Revue. Vol. **IV**. pag. 1. Biol. Supplem.

1910. *J. Chatany*, Sur le tarse des *Dytiscides*; essay de morphologie comparée. Ann. Soc. entom. France, **79**. pag. 395.

1900. *H. Donisthorpe*, Notes on the Copulation of *Hydrophilus piceus*. Ent. Rev., **12**. pag. 291.

1910. *J. Deibel,* Beiträge zur Kenntnis von *Donacia* und *Macroplea.* Zool. Jahrb., Abh. Anat., **31**, S. 107.

1842. *A. Kölliker,* Observationes de prima insectorum genesi. Dissert. inaug. Turici.

*1881. *A. Laker,* The cocoon of *Hydrophilus piceus* and *Hydrobius fuscipes.* Entomologist, **14**, pag. 82.

1859. *F. Leydig,* Zur Anatomie der Insekten. Arch. f. Anatomie, S. 33.

1829—1832. *Lyonet,* Anatomie des Insectes. Mém. de Mus. d'hist. nat., T. 18.

1903. *Mac Gillivray,* Aquatic insects in New York State. Palt. 5. Aquatic Chrysomelidae. New York State Mus., Bulletin 68; Entomology, pag. 288.

1906. *F. Megušar,* Einfluß abnormer Gravitationseinwirkung auf die Entwicklung bei *Hydrophilus aterrimus.* Arch. f. Entwicklungsmech., **22**, S. 141.

1909. Derselbe, Lebensgeschichte der Hydrophiliden. Verh. d. zool. bot. Ges. Wien, **59**.

1809. *Miger,* Mémoire sur les larves d'insectes coléoptères aquatiques, I[er] Mém. sur le grand Hydrophile. Ann. du Mus. d'Hist. nat., **14**, pag. 441.

1895. *L. Miall,* The natural history of aquatic insects, London.

*1899. *G. Paganetti Hummler,* Coleopterologische Liebesszenen der Ochthebien. Zeitschr. f. Ent., **4**, S. 107.

1911. *P. Portier,* Recherches physiologiques sur les insectes aquatiques. Arch. Zool. expér., 5[e] sér., 8, pag. 90.

1902. *G. A. Poujade,* Nouvelle note sur l'*Hydrophilus piceus.* Bull. soc. entom. France, pag. 206 und 219.

1875. *M. Régimbart,* Observations sur la ponte du *Dytiscus marginalis.* Ann. Soc. Entom. de France, 5[e] sér., **5**, pag. 201.

1877. Derselbe, Recherches sur les organes copulateurs et sur les fonctions génitales dans le genre *Dytiscus.* Ibid., Bulletin, 5[e] sér., **7**, pag. 263.

1887. *W. Schlick,* Yngelforhold hos *Spercheus emarginatus.* Entomologiske Meddelelser. Köbenhavn, **1**, pag. 26.

1841. *J. C. Schiödte,* Danmarks Eleutherata. Köbenhavn.

*1899 *Sokolowsky,* Vorbereitungsspiel zur Paarung bei *Orectochilus villosus.* Zeitschr. f. Entom. Breslau, S. XVIII.

*1900. Derselbe, Über *Orectochilus.* Zeitschr. f. Entom. Breslau, S. XX.

1890. *A. Weiss,* Bemerkungen über die Lebensweise eines befruchteten *Hydrophilus piceus.* Stettin. entom. Zeitschr., **50**, S. 343.

1912. *C. Wesenberg-Lund,* Biologische Studien über Dytisciden. Intern. Revue Biol., Supplem. 5, S. 1. Hierzu vollständiges Literaturverzeichnis.

1913. *A. Böving,* Studies relating to the anatomy, the biological adaptations and the mecanism of ovipositor in the various genera of Dytiscida. Ibid. Suppl. 5, pag. 1.

Diptera.

1912. *J. Aldrich,* The biology of some western species of the Dipterous Genus *Ephydra.* Journ. New York Entom. Soc., **20**, pag. 77.

1906. *E. Austen,* British blood-sucking flies. London.

1909. Derselbe, African blood-sucking flies. London.

1897. *S. Bengtson,* Studier öfver Insektlarver. I. Kungl. fysiol. Sällsk. i Lund. Handlingar, N. F., **8**.

1905. *R. Blanchard,* Les moustiques, histoire naturelle et médicale. Paris.

1910. *Brocher,* Observations biologiques sur quelques Diptères et Hyménoptères dits aquatiques *(Hydrellia modesta).* Ann. de biol. lacustre, **4**, pag. 170.

1894. *Ch. Child,* Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., **58**, pag. 475.

*1901. *S. R. Christophers,* The anatomy and histology of the adult female mosquito. Report Malaria Com. Roy. Soc., London, 4. Ser.

1905. *J. A. Dell,* The structure and life history of *Psychoda sexpunctata.* Transact. entom. Soc. London, pag. 293.

1902. *H. Dyar,* The eggs of mosquitos of the Genus *Culex.* Science, **16**, pag. 672.

1903. *H. Dyar, Culex atrodalpus.* Entom. News, pag. 180.
1904 *a. H. Dyar* and *P. Rolla,* The egg and young larva of *Culex perturbans.* Proc. ent. Soc. Washington, **6**, pag. 218.
1904 *b. H. Dyar,* Brief notes on mosquito larvae. Journ. of the New York. Entom. Soc., **12**, pag. 172.
1904 *c.* Derselbe, Life history of *Culex raripalpus.* Ibid., **12**, pag. 90.
1904 *d.* Derselbe, The life history of *Culex cantans.* **12**, pag. 36.
1904 *e.* Derselbe, The larva of *Culex punctor*, with notes on an allied form. Ibid., 12, pag. 169.
*1905. *A. Eysel,* Die Stechmücken. Handbuch d. Tropenkrankheiten, **2**.
1904. *E. Felt,* Mosquitos or *Culicidae* of New York State. New York State Museum. Bull. **79**.
1866. *Frauenfeld,* Verhandl. d. zool.-bot. Gesellsch. Wien, **16**, S. 87. Notiz ohne Titel.
1909—1912. *B. Galli Valerio* und *Rochaz de Jongh,* Zahlreiche Abhandlungen über Überwinterung und Eiablage im Zentralbl. f. Bakteriologie.
1877. *G. Gercke,* Über die Metamorphose der *Hydromyza livens Fall.* Verhandl. d. Vereins f. naturw. Unterhaltung. Hamburg, 5, S. 1.
1878. Derselbe. Über die Metamorphose nacktflügeliger *Ceratopogon*-Arten. Ibid., 4, pag. 1.
1895. *A. Giard,* Note sur l'accouplement de *Tipula rufina.* Bull. Soc. Ent. France, pag. CXCI.
1902. *G. M. Giles,* A handbook of the gnats or mosquitos. London.
1905. *E. A. Goeldi,* Os mosquitos no Pará. Mem. Mus. Goeldi, **4**. Die Arbeit in dem folgenden nach *Knabs* Referat 1906 zitiert.
1901. *B. Grassi,* Die Malaria. Jena 1901.
1871. *O. v. Grimm,* On the agamic reproduction of a species of *Chironomus.* Ann. Mag. Nat. hist., 4. Ser., 8, pag. 31.
1907. *K. Grünberg,* Die blutsaugenden Dipteren. Jena.
1910. Derselbe, Diptera in „Die Süßwasserfauna Deutschlands".
1895. *C. Hart,* On the entomology of the Illinois river. Bulletin Illinois. Art 6.
1911. *M. Hasper,* Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *Chironomus.* Zool. Jahrb., Abt. Anat., **31**, S. 543.
1906. *J. Hine,* Habits and life histories of some flies of the fam. *Tabanida.* U. S. Dep. of Agric. Technical, Ser. 12, II, pag. 19.
1901. *L. O. Howard,* Mosquitos, how the live. New York.
1890. *J. E. Ives,* An interesting method of egg deposition *(Atherix).* Entom. News, I, pag. 39.
1903. *O. Johannsen,* Aquatic nematocerous Diptera. New York State Museum, **68**, pag. 328.
1905. Derselbe, Aquatic nematocerous Diptera. Ibid. II. *Chironomidae.*
1910. Derselbe, Pädogenesis in *Tanytarsus.* Science, N. S. **32**, pag. 768.
1855. *C. Johnstone,* Auditory apparatus of the *Culex*-Mosquito. Quart. Journ. of the micr. Science, 3, pag. 97.
1906. *B. Jones,* Catalogue of the *Ephydridae.* Univ. of Calif. public. Entomology, Vol. 1.
1904 *a. F. Knab.* The eggs of *Culex territans.* Journ. N. Y. entom. Soc., **12**, pag. 246.
1904 *b.* Derselbe. The larva of *Culex punctor.* Ibid., pag. 169.
1905. Derselbe. A Chironomid inhabitant of *Sarracenia purpurea. Metriocnemus Knabi.* Journ. N. Y. entom. Soc., **13**, pag. 69.
1906. Derselbe. Goeldis „os mosquitos no Pará". Ibid., **14**, pag. 57.
1907 *a.* Derselbe, An early account of the copulation of *Stegomyia calopus.* Ibid., **15**, pag. 13.
1907 *b.* Derselbe. Mosquitos as flower visitors. Ibid., **15**, pag. 215.
1907 *c.* Derselbe. The swarming of *Anopheles punctipennis.* Psyche, pag. 1 (Sep.).
1908 *a.* Derselbe, The early stages of *Sayomyia punctipennis.* Proc. entom. Soc. Washington. **10**, pag. 36.

1908*b*. *F. Knab,* Observations on the mosquitos of Saskatchewan. Smithsonian Miscell. Collections, **50**, Part. 4, pag. 540.

1909. Derselbe, The role of air in the ecdysis of insects. Ibid., 11, pag. 68.

1910. Derselbe. Mosquito habits and Mosquito Control. Science. 31, pag. 886.

1911. Derselbe. Dr. *A. Lutz'* Studies of Brasilians Simuliidae. Proceed. Entom. Soc. Washington. 13. pag. 172.

1910. *K. Lampert,* Das Leben der Binnengewässer.

1905. *A. Lécaillon,* Sur la ponte des oeufs et la vie larvaire des Tabanides. Ann. Soc. entom. France, **74**, pag. 20. Hier die übrige Literatur.

1901—1902. *R. Levander,* Mitteilungen über *Anopheles clariger.* Acta Soc. pro fauna et flora fennica, **21**, H. 3.

*1903. *M. Lühe,* Zur Frage der Parthenogenese bei Culiciden. Allgem. Zeit. f. Entom., 8. S. 372.

1875. *A. Mayer,* Experiments on the supposed auditory apparatus of the *Culex.* Ann. Mag. Nat. Hist., **15**, pag. 349.

J. Meijere, Über zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven nebst einem Beitrag zur Metamorphose von *Hydromyza livens.* Tijdschr. f. Entom., **38**, pag. 1.

1886. *F. Meinert,* De encephale Myggelarver. Vidensk. Selsk. Skrifter. 6, R. nat.-math. Kl., 3, R. 4. pag. 373. Köbenhavn.

1895. *L. Miall* and *N. Walker,* The life history of *Pericoma canescens.* Trans. ent. Soc. Lond., pag. 141.

1897. *L. Miall* and *R. Shelford,* On the larval and pupal structure of a cranefly *(Phalacrocera).* Trans. Entom. Soc., **4**, pag. 343.

1900. *Miall* and *Hammond,* The Harlequin fly. Oxford.

*1909. *A. T. Mundy,* The anatomy, habits and psychology of *Chironomus pusio.* Leicester.

1901. *J. Needham,* Aquatic insects in the Adirondacs. New York State Museum. pag. 383.

1903. Derselbe, Some new life histories of *Diptera.* New York State Museum, **68**. pag. 279.

1906. Derselbe, The egg laying of *Chironomus annularis.* Amer. Ass. Adv. Science. N. S. **24**, pag. 299.

1908. Derselbe, Report of the state entomologist 1907. New York State Museum bull., **124**, pag. 156. *Dicranomyia,* pag. 214.

1902. *Neveu-Lemaire,* Sur les réceptacles séminaux de quelques Culicides. Bull. Soc. Zool. France, pag. 171.

1901—1903. *H. Nuttall* and *S. Shipley,* Studies in Relation to Malaria. Journal of Hygieine, Vol. 1—3.

1912. *P. Sack,* Aus dem Leben unserer Steckmücken. 42. Ber. Senckenberg. nat. Ges., S. 309.

1904. *F. Schaudinn,* Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete.* Arbeit. a. d. kaiserl. Gesundheitsamte, **20**.

1890. *A. Seligo,* Hydrobiologische Untersuchungen. Schriften der naturf. Ges. Danzig, N. F., 7. S. 43.

1909. *P. Speiser,* Stechmücken. Schriften d. phys.-ökon. Ges. Königsberg, **49**, S. 389.

1901—1906. *F. A. Theobald,* Monograph of the *Culicidae* of the world. British Mus. nat. hist., Vol. 1—5.

1893. *F. Webster,* Method of oviposition in the *Tipulidae.* Bull. Ohio agric. exper. St. Techn. Ser., Vol. I. pag. 151.

1898. *W. Weltner,* Über den Laich von *Chironomus silvestris.* Sitzungsber. d. Ges. d. Nat. Fr. Berlin, 5, S. 63.

*1909. *J. Zavrel,* Beiträge zur Kenntnis der *Dipteren*-Larven. Entom. Zeitschr., Prag, 3.

1911. *F. Zschokke,* Die Tiefseefauna der Seen Mitteleuropas. Monographien. Intern. Revue. Bd. 4.

Hymenoptera.

1910. *F. Brocher*, Observations biologiques sur quelques Diptères et Hyménoptères dits aquatiques. Ann. biol. Lacustre, **4**, pag. 170.

1896—1900. *F. Enoch*, Verschiedene Abhandl. in Journ. Quekett Club und Proc. Entom. Soc. London.

1869. *Ganin*, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., 19.

1908. *R. Heymons*, Süßwasserhymenopteren aus der Umgebung Berlins. Deutsche Entom. Zeit., S. 137.

1912. *R.* und *H. Heymons*, Die Süßwasserfauna Deutschlands. H. 7.

1889. *F. Klapalek*, *Agryotypus armatus*, its life history and geographical distribution. Entom. Month. Mag., **25**, pag. 339.

1863. *Lubbock*, On two aquatic Hymenoptera one of which uses its wings in swimming. Trans. Linn. Soc. London (Zool.), **24**. pag. 135.

1907. *W. Lundbeck*, *Diptera Danica*. Pars 1. Köbenhavn.

1906. *P. Marchal*, Sur un nouvel Hyménoptère aquatique. Le *Limnodytes gerriphagus*. Ann. Soc. Ent. Fr., **69**, pag. 171.

1912. *R. Matheson* and *C. Crosby*, Aquatic Hymenoptera in America. Annals Entom. Soc. America, 5, pag. 65.

1866. *Metschnikoff*, Embryologische Studien an Insekten. Leipzig.

1889. *G. W. Müller*, Über *Agriotypus armatus*. Zool. Jahrb., Abh. Syst., **4**, S. 1132.

1910. Derselbe. Über Wasserwespen. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde. **21**, Nr. 24.

1910. Derselbe. Eiablage von *Smicra sispes*. Mitteil. d. naturw. Ver. Neuvorpommern, **42**.

1907. *E. Rousseau*, Les Hyménoptères aquatiques. Ann. biol. lacustre, **2**, pag. 388.

1907. *W. Schulz*, Schwimmende Braconiden. Ann. Soc. Ent. Belg., **51**, pag. 164.

1902. *T. Stephani de Perez*, Observazioni biologiche sopra un Braconide aquatica: *Giardinaia urinator*. Zool. Jahrb., **15**., Syst.

1906. *Siltala* und *J. C. Nielsen*, Zur Kenntnis der Parasiten der Trichopteren. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., **2**, S. 382.

1896. *Willem*, Note sur le male de *Prestwichia aquatica*. Ann. Soc. Ent. Belgique, **40**, pag. 497.

1897. Derselbe, Description de *Prestwichia aquatica Lubbock*. Bull. Scient. France et Belg., **30**, pag. 265.

1910. *Ussing*, Beiträge zur Biologie der Wasserwanze: *Aphelocheirus Montandoni*. Intern. Revue. 3, S. 115.

Baukunst und Erdbeben.

Von **F. Frech**, Breslau.

Der tief in alle Lebens- und Kulturverhältnisse der griechisch-römischen Welt eingreifende Sieg des Christentums hat, wie es scheint, auch die Baukunst beeinflußt. Tritt doch an Stelle der antiken Säulentempel und Basiliken vom Beginn des 6. Jahrhunderts unserer Zeitrechnung an der Kuppelbau, der in mancherlei Änderungen jahrhundertelang die kirchliche Baukunst beherrschte. Doch wäre die Vermutung, daß mit der neuen Religion gewissermaßen automatisch auch eine neue Baukunst zur Herrschaft gelangt sei, nicht zutreffend. Haben doch christliche Kirchen häufig die Räume gerade der hervorragendsten antiken Kultstätten eingenommen — wie die durchschimmernden byzantinischen Fresken auf den Innenwänden des Parthenon noch heute beweisen. Wenn aber nicht das religiöse Empfinden die Einführung neuer Bauformen gebot, so hätten andrerseits doch die äußeren Bedürfnisse der neuen Kultformen neuartige Bauten verlangen können. Ein solches Bedürfnis bestand erst, seitdem die christlichen Gemeinden größere Zahl und Bedeutung erreichten und vor allem, seit das Christentum erklärte Staatsreligion wurde. Aber auch dann reichte die überlieferte Bauform der Basiliken zunächst räumlich noch vollkommen aus; erst unter Justinian gelangte die Kuppelform mit dem Bau der Hagia Sophia zur Herrschaft, und es ist jedenfalls für diese Konstruktion gewaltiger Innenräume das Bedürfnis der Repräsentation in der ersten Hauptstadt der damaligen Welt mit bestimmend gewesen.

Aber dem Bau der Hagia Sophia gingen Elementarereignisse von enormer Zerstörungskraft so unmittelbar voraus, daß sie notwendigerweise die Gedanken des Bauherrn und der Baumeister beherrschen mußten.

Bauwerke und Erdbeben in Konstantinopel.

Konstantinopel selbst wird dauernd von Erdstößen heimgesucht[1]), und die Katastrophe von 447 war noch nicht aus den Gedanken der Menschheit verschwunden. Vor allem aber wurde in den Jahren unmittelbar vor und nach dem Regierungsantritt Justinians (527) Antiochia, die größte

[1]) Zuletzt in den Jahren 1895 und im Herbst 1912.

Stadt im oströmischen Asien, durch gewaltige Beben verwüstet. Im Jahre 527 sollen eine Viertelmillion, im Jahre 528 in der kaum notdürftig wieder hergestellten Stadt schon wieder 5000 Menschen den Tod gefunden haben. Bei dem von 532—537 dauernden Bau der Hagia Sophia wurden also wohl die Erfahrungen dieser Beben berücksichtigt, und selbst wenn dies nicht der Fall gewesen wäre, so hätte die 558 ebenfalls durch ein Erdbeben bewirkte Zerstörung der ersten Kuppel den noch lebenden Bauherrn auf die stets drohende Gefahr hinweisen müssen. Man darf also — lediglich auf Grund der historischen Tatsachen — annehmen, daß die Errichtung des gewaltigsten Baudenkmals des späteren Altertums im Kampf mit dem Seismos erfolgt sei und es ist somit für den Geologen[1]) und Architekten nicht aussichtslos zu untersuchen, ob die Baumeister mit ihren konstruktiven Gedanken der schweren Aufgabe gerecht geworden seien?

In Gegenden mit fehlender oder dürftiger historischer Überlieferung ist der Geologe und Ingenieur häufig auf die Untersuchung alter Bauwerke angewiesen, um die Frage zu entscheiden, ob für den modernen Eisenbahnbau Erdbebengefahr bestehe oder nicht. Nur selten sind — wie im Taurus — die Ablagerungen der jüngsten geologischen Vergangenheit so deutlich aufgeschlossen, daß aus ihrer ungestörten Lagerung das Fehlen seismischer Erschütterungen geschlossen werden konnte.

Die systematische Untersuchung alter Bauten auf das Fehlen oder Vorhandensein der von innen nach außen strahlenden Erdbebenrisse wies aber noch auf das soeben erwähnte, bisher unbeachtet gebliebene zeitliche Zusammenfallen eines einschneidenden Umschwunges der herrschenden Architekturformen mit einer gewaltigen Häufung von Erdbebenkatastrophen hin.

Das sechste Jahrhundert unserer Zeitrechnung ist — nach den vorangegangenen Erschütterungen des 5. Jahrhunderts — durch weite Verbreitung mächtiger Beben ausgezeichnet, welche die damalige Reichshauptstadt Konstantinopel, die ägäischen Küstenländer, Kilikien und Syrien verwüsteten.

Besonders reich an Zerstörungen ist die Erdbebenchronik von Antiochia: 184 v. Chr.; 37, 40, 115, 457, 458, 527 und 528 n. Chr. wurde die reiche Stadt ganz oder teilweise verwüstet.

Gleichzeitig mit der letzten Gruppe der Erdbebenkatastrophen vollzog sich eine Änderung des Baustils, wie sie einschneidender selten vorgekommen ist: Die flache, durch Balken getragene Decke der Basiliken wird durch den Kuppelbau ersetzt, dessen großartigste, alle Stürme der Eroberung und der Erdbeben überdauernde Verkörperung wir in der Hagia Sophia bewundern (Fig. 196 u. 197).

[1]) Die im Nachstehenden niedergelegten Gedanken und Beobachtungen beruhen auf wiederholten Reisen in Griechenland und Anatolien; sie stimmen mit Wahrnehmungen, die ich in Ragusa und an den Kirchen Mexikos machen konnte, gut überein. Für freundlich gewährte Aufschlüsse über kunstgeschichtliche Fragen bin ich meinem Kollegen Herrn Prof. *Kautzsch* zu besonderem Danke verpflichtet.

Der Grundriß ist rechteckig; auf vier mächtigen Pfeilern ist die große Hauptkuppel fundiert, die sich auf zwei Seiten in gewaltige Halbkuppeln fortsetzt, die sich ihrerseits in je drei kleinere Kuppeln seitlich verjüngen. Die Pfeiler sind aus festem Baustein ausgeführt, während für den Bau der Kuppeln Kalke von besonders geringem Gewicht Verwendung fanden.

Wohl die anschaulichste Schilderung des Gesamteindruckes verdanken wir keinem Geringeren als *Moltke*[1]):

„Wenn man durch den Narthex oder Portikus, unter welchem die Büßenden zurückblieben, unter die weite Hauptkuppel tritt und einen Raum von 115 Fuß im Durchmesser ganz frei, ohne Säulen und Stützen


Fig. 198.



Schloß Rumili Hissar am Bosporus, auf erdbebensicherem, aus Schiefer bestehendem Untergrund erbautes, gut erhaltenes Türkenschloß aus dem Mittelalter. (Bauzeit vor der Eroberung Konstantinopels.) Originalaufnahme von Frau *Vera Frech*.
Erste Ansicht aus Konstantinopel und Umgebung, die das verschiedene Verhalten der Bauwerke gegenüber Erdbebenstößen veranschaulicht.

vor sich sieht, über dem 180 Fuß hoch eine steinerne Wölbung in der Luft zu schweben scheint, dann staunt man über die Kühnheit des Gedankens, über die Größe der Ausführung eines solchen Baues. Die Sophia ist dreimal so hoch, als der Tempel Salomonis war, und ihre ganze Länge und Breite beträgt (die Halbdome mitgerechnet) 250 Fuß; die drei Seiten nämlich, links, rechts und vor dem Eintretenden sind in drei niedrigere, aber immer noch über 100 Fuß hohe Halbkuppeln von 50 Fuß im Halbmesser erweitert, welche unten wieder in kleinere Halbkreise ausschweifen. Das

[1]) Briefe aus der Türkei aus den Jahren 1835—1839. Berlin 1841 bei Siegfried Mittler. S. 174 und 175.

Überraschende ist die große Freiheit des Raumes, 8000 Quadratfuß von einer einzigen Wölbung überspannt. Unsere christlichen Kathedralen gleichen einem Wald mit schlanken Stämmen und breiten Blätterkronen, diese Dome sind dem Firmament selbst nachgeahmt.

Die breiten Halbkuppeln an den Seiten enthalten zwei geräumige Tribünen, getragen durch die acht Riesensäulen, welche Konstantin aus Ephesus, Athen und Rom zusammenbrachte. Die Tempel Europas, Asiens, Afrikas wurden geplündert, um diese christliche Kirche zu schmücken, und Du findest auf der zweiten Tribüne einen Wald von Säulen aus Porphyr, Giallo antico, Granit, Jaspis und Marmor. Die an der westlichen Seite wei-



Fig. 199.



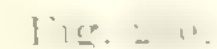
Kastell der Sieben Türme (Jedi-Kulé) am südlichen propontischen Ende der alten Stadtmauer von Stambul. (Die Mauer ist hier auf dem lockeren, an Höhlungen reichen Tertiärkalk erbaut und daher durch Erdbebenrisse beschädigt.) Originalaufnahme von Frau *Vera Frech*. Zweite Ansicht aus Konstantinopel und Umgebung, die das verschiedene Verhalten der Bauwerke gegenüber Erdbebenstößen veranschaulicht.

chen auf eine sehr bedenkliche Weise von der Senkrechten ab und zeigen, daß hier die Hauptmauern sich bedeutend gesenkt haben müssen."

Der Untergrund von Stambul gehört zu der wenig günstigen mittleren Gefahrenklasse, die man in Bebengebieten zu unterscheiden pflegt; es ist ein lockerer, vielfach von tonigen Lagen durchsetzter jungtertiärer Kalk, dessen Erdbebengefährlichkeit besonders durch die tiefen Risse versinnbildlicht wird, die die gewaltige Stadtmauer durchsetzen.

Im Gegensatz zu diesen seismischen Zerstörungen, dem die auf Kalk fundierten Bauwerke ausgesetzt sind, zeigt Pera und das gesamte Ufer des Bosporus mit seinen elastischen, durch Gebirgsfaltung verfestigten Ton-

schiefern eine wesentlich größere Widerstandsfähigkeit gegen Bebenerschütterungen. Die Mauern des Kastells von Rumili Hissar, die an steilen Abhängen emporziehen und weniger massig als die alte Stadtumwehrung sind, haben sich auf diesem guten Untergrund vollkommen erhalten, trotzdem sie schon 500 Jahre stehen (Fig. 198).





Nordende der hier auf altem Schiefer erbauten und daher gut erhaltenen Stadtmauer von Stambul; im Hintergrunde das Goldene Horn. Originalaufnahme von Frau *Vera Frech*. Dritte Ansicht aus Konstantinopel und Umgebung, die das verschiedene Verhalten der Bauwerke gegenüber Erdbebenstößen veranschaulicht.

Dagegen zeigt das besonders feste Kastell der sieben Türme (Jedi Kulé) an dem propontischen Endpunkt der Stambuler Stadtmauer die Spuren von Erdbebenrissen, während weiterhin sogar große Teile des Mauerwerkes in den Graben hinabgeglitten sind. Nur das Nordende der Mauer ist wieder auf solidem Schiefer wie Rumili Hissar erbaut und daher gut erhalten. Der größere Teil der Stadtmauer und die Sophienkirche stehen auf demselben lockeren Kalk (Fig. 199—201).

Um so mehr ist angesichts des wenig geeigneten Baugrundes die Widerstandsfähigkeit des gewaltigen Kuppelbaus der Hagia Sophia zu bewundern. Es hieße selbstverständlich zu viel behaupten, wollte man die grundlegende Änderung der konstruktiven Gedanken allein auf die Beobachtung der Verwüstungen zurückführen, welche unterirdische Kräfte an dem durch Dübel festgefügten Bau der klassischen Säulen, ihrer Simse und Decken herbeigeführt haben.

Gerade bei dem Bau des großen Gotteshauses zu Konstantinopel tritt neben architektonischen und konstruktiven Erwägungen das Bedürfnis hervor, für die Entfaltung kirchlichen Prunkes einen von den



Fig. 201.



Kahrié-Moschee in Stambul, eine spätbyzantinische, zur Moschee umgewandelte Kirche, trotz Erdbebengefahr wegen erdbebensicherer Konstruktion wohl erhalten. Originalaufnahme von Frau *Vera Frech*. Vierte Ansicht aus Konstantinopel und Umgebung, die das verschiedene Verhalten der Bauwerke gegenüber Erdbebenstößen veranschaulicht.

Unbilden der Witterung unabhängigen weiten Innenraum zu erhalten. Während die Verehrung der antiken Götter vor allem unter freiem Himmel durch Opfer oder Umzüge erfolgte, verlangte der christliche Kult geschlossene Räume für den Gottesdienst und dieser innere Grund wurde durch die Wetterlage Konstantinopels verstärkt. Die winterlichen Regengüsse sind am Bosporus viel fühlbarer und länger dauernd als am Tiber, von Griechenland und Syrien ganz zu schweigen; dabei ist die sommerliche Hitze auch in Konstantinopel kaum minder heftig als weiter im Süden. Alles drängte also den Bauherrn und die Architekten darauf hin, durch Schaffung imposanter weiter Innenräume Unabhängigkeit von den äußeren klimatischen Verhältnissen zu gewinnen.

Ob endlich auch bei der allgemeinen Anwendung des früher schon in Kleinasien und Nordsyrien verbreiteten Kuppelbaues eine Abneigung gegen die herrschende Bauart der heidnischen Kultusgebäude in Frage kam, ist am schwersten zu entscheiden.

Griechische Tempel und ihre ungleiche Widerstandsfähigkeit gegen Erdbeben.

Jedenfalls erwies sich aber die Herstellung sehr großer Innenräume mit flacher Balkendecke und den zugehörigen Säulengängen aus mehreren Gründen als untunlich oder unmöglich: Zunächst hat die Längsausdehnung


Fig. 202.



Postament des Agrippa-Standbildes (mit geringfügigen Rissen und deutlich wahrnehmbarer Abweichung von der Senkrechten), zur Rechten die wohlerhaltenen Propylaeen; Blick auf Athen. Originalaufnahme von Frau *Vera Frech*.

der die Decke stützenden Holzstämme ihre natürliche Grenze in dem Wachstum der Bäume; Eisen- oder andere Metallkonstruktionen waren unbekannt, und — wie noch jetzt der Augenschein lehrt — widerstehen gerade die aus Trommeln bestehenden Säulen von riesenhaften Ausmessungen den Erdbebenstößen am schlechtesten, und der Sturz der Säulen zieht das Nachbrechen der gleichzeitig erschütterten Mauern nach sich. Überall, wo Tempel von gigantischer Größe neben mittelgroßen und kleinen errichtet wurden, sind die großen Bauwerke bis auf wenige Säulen zerstört, während die kleineren gut, die mittelgroßen wenigstens einigermaßen erhalten geblieben sind. Dies trifft für die Stätten stärkster und weniger

starker Beben gleichmäßig zu. In Athen ist der gewaltige Zeustempel bis auf vereinzelte Säulen verschwunden, während das Erechtheion, das Parthenon, die Propyläen und das sogenannte Theseion erhalten blieben oder nur durch zufällige Ursachen, wie durch Explosion des türkischen Pulvermagazins im Parthenon im Jahre 1687 zerstört wurden. Mag man auch die Lage der Akropolisbauten auf der mächtigen Unterlage eines durch Gebirgsdruck überschobenen marmorähnlichen Kalkes für besonders sicher halten, so liegen doch sowohl das erhaltene Theseion wie der fast gänzlich zerstörte Zeustempel auf der gleichen Unterlage der athenischen Schiefer. In besonders bezeichnender Weise sind die Säulen des Theseion,



Fig. 203.



Das sogenannte Theseion (wahrscheinlich ein Asklepios-Tempel), am Fuße der Akropolis in Athen. Geringer Erdbebenschaden: Die Säulentrommeln sind in Mittelhöhe auf der Längsseite etwas nach rechts verschoben.

des besterhaltenen antiken Tempels, verändert. Man beobachtet an der einen Längsseite, daß sämtliche Trommeln etwa in Mannshöhe um einen oder einige Zentimeter aus ihrer Lage herausgedrängt worden sind. Jedoch wurde die Elastizitätsgrenze der — wohl aus Bronze bestehenden — Dübel nicht überschritten, der Zusammenhang der Säulen blieb also erhalten (Fig. 202 u. 203).

Ganz analoge Verhältnisse zeigen die Tempelruinen von Baalbek, das am Ostrande des Syrischen Grabens, d. h. in einem Gebiet besonders heftiger seismischer Erschütterungen liegt. Der kleine Venustempel (S. 297), ein Juwel einer antiken, mit gebrochenen Simsen und geschweiftem Grundriß an Barockformen erinnernden Baukunst, ist in allen wesentlichen Zusammenhängen erhalten, trotzdem die klaffenden Spalten der Erdbebenrisse auch dieses Gebäude durchsetzen. In dem mittelgroßen Bacchustempel ist die Mehr-

zahl der Säulen umgestürzt, aber das Tempeltor und die Mauern der Cella sind im wesentlichen stehen geblieben. Nur das gewaltige Bauwerk des Jupitertempels ist hier wie in Athen bis auf wenige Säulen zerstört. Dabei ist die Bauausführung, vor allem die Verfestigung der riesenhaften Säulentrommeln sehr sorgsam durchgearbeitet. Während in Griechenland Säulentrommeln mit ihren kleinen und mittleren Abmessungen nur durch je einen Dübel miteinander verbunden sind, enthalten schon die mittelgroßen Säulen des Baalbeker Bacchustempels je drei mit Bronze ausgekleidete Vertiefungen für die Aufnahme der nicht mehr erhaltenen, aber jedenfalls auch aus Bronze bestehenden Dübel. Mit gleicher Solidität sind

Fig. 204.



Übersicht der durch Erdbeben zerstörten Ruinen von Baalbek. Originalaufnahme von Frau *Vera Frech*.
Die antiken Tempelbauten von Baalbek und spätere arabische Bauwerke und die Erdbebenverwüstungen in der Tiefe des Syrischen Grabens.

die enormen, zum Teil 19 *m* im Geviert messenden Quadern in dem 13 *m* hohen Unterbau des riesigen Jupitertempels angeordnet und trotzdem ist das ganze Bauwerk — bis auf sechs Säulen — den unterirdischen Kräften zum Opfer gefallen. Ein besonders heftiges Erdbeben verwüstete den Tempel im Jahre 379 n. Chr. Die Bauzeit der Baalbeker Tempel ist im wesentlichen zwischen 138 und 217 zu verlegen; sie fällt in die Regierungszeit der Kaiser Antoninus Pius und Caracalla. Auch die arabische Befestigungsmauer, die in späterer Zeit aus den Erdbebentrümmern der antiken Tempel errichtet wurde und die ganze Akropolis umgibt, zeigt überall klaffende Erdbebenrisse (Fig. 204—209).

Die antiken Tempelbauten von Baalbek und spätere arabische Bauwerke und die Erdbebenverwüstungen in der Tiefe des Syrischen Grabens.

Fig. 205.



Links: Eingang zum Bacchustempel, rechts: Jupitertempel von Baalbek mit schweren Erdbebenschäden.

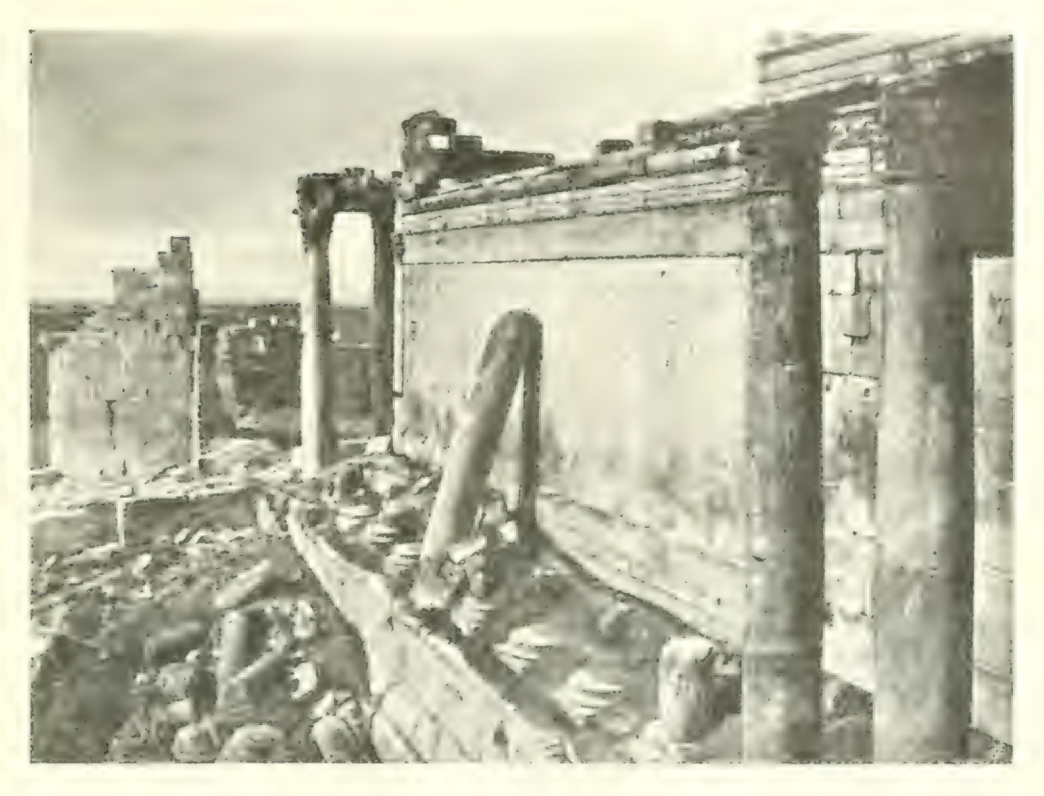
Fig. 206.



Bacchustempel von Baalbek mit den zwei von Erdbeben am wenigsten zerstörten Säulenreihen.

Die antiken Tempelbauten von Baalbek und spätere arabische Bauwerke und die Erdbebenverwüstungen in der Tiefe des Syrischen Grabens.

Fig. 207.



Bacchustempel von Baalbek. Längsseite der Cella mit einer durch das Erdbeben halb umgestürzten, gegen die Mauer gelehnten Säule.

Fig. 208.



Venustempel von Baalbek. Ein zierliches, an Barockformen erinnerndes Bauwerk des späteren Altertums mit deutlichen Erdbebenschäden.

Andere antike Bauwerke von ähnlichen Größenabmessungen wie der Artemistempel von Ephesos und die Bauten von Rhodos teilen das gleiche Schicksal vollkommener Zerstörung, und zwar läßt sich aus den allerdings lückenhaften historischen Angaben schließen, daß wesentlich die Beben des fünften und sechsten Jahrhunderts das Vernichtungswerk vollbracht haben. Die ersten Zerstörungen lagen allerdings viel weiter zurück: Rhodos wurde 227 v. Chr., Ephesos im 29ten Jahre unserer Zeitrechnung verwüstet.

Bei der Frage der vollkommenen Zerstörung oder der teilweisen Erhaltung kommt weniger die Pflege der Bauwerke als vielmehr die Nähe einer Bruchzone der Erdrinde und die Beschaffenheit des Untergrundes

Fig. 209.

Die antiken Tempelbauten von Baalbek und spätere arabische Bauwerke und die Erdbebenverwüstungen in der Tiefe des Syrischen Grabens.



Das Djuris-Monument bei Baalbek, ein arabisches Bauwerk mit Erdbebenschäden inmitten des Syrischen Grabens. Im Hintergrunde der Libanon.

in Frage. Die zerstörten Tempel von Olympia und Ephesos lagen auf Schwemmland, d. h. auf dem ungünstigsten Baugrund, den es gibt. Selinus im Westen von Sizilien, dessen gewaltige Tempelsäulen in der Hauptsache von Süden nach Norden umgestürzt wurden, lag auf einem nur 30 *m* hohen Hügel in unmittelbarer Nähe der durch einen gewaltigen tektonischen Abbruch gebildeten Meeresküste. Ähnlich wie in Syrien ist hier die völlige Zerstörung auf die unmittelbare Nachbarschaft der Erdbebenzone zurückzuführen. Girgenti, das alte Akragas, lag einerseits weiter von der Küste entfernt und andrerseits auf viel besserem Untergrunde. Daher sind hier die Tempel — trotz tausendjähriger Vernachlässigung — verhältnismäßig wohl erhalten. Das gleiche gilt von den zahlreichen Burgen des Kilikischen

Hügel- und Berglandes. Auf den Burgen des Mittelalters sind hier nicht nur die Mauern, sondern auch Wallgänge und Zinnen wohl erhalten (Fig. 210).

Erdbebenschäden in Nordsyrien und Mesopotamien.

Die verschiedenartige Form der Zerstörung durch seismische Kräfte einerseits oder durch Verwitterung, Windwirkung und feindlichen Angriff andrerseits läßt sich an den zahlreichen antiken und mittelalterlichen Ruinen besonders in Nordsyrien und Mesopotamien gut beobachten. Der Erdbebenstoß erschüttert und zertrümmert das Mauerwerk von innen nach außen, die zerstörenden Kräfte der Denudation und der menschlichen Verwüstung arbeiten von außen nach innen: Die arabische Zitadelle von Biredjik am Euphrat[1]) oberhalb der in Vorbereitung begriffenen Eisenbahnbrücke der Bagdadbahn bei Djeroblus ist auf einem vollkommen ungestört lagernden Kreidefelsen erbaut und auch in ihrem Mauerwerk bis hinauf zu den Zinnen und Türmen wohl erhalten (Fig. 211 u. 212).

Fig. 210.



Jilan Kalé, die Schlangenburg, eine wohlerhaltene, niemals durch Erdbeben gefährdete mittelalterliche Burg, auf einer Kalkklippe der Kilikischen Ebene (an der Bagdadbahn). Rechts der Lauf des Seihun.

Dasselbe gilt von der altarabischen Burg Kalaat Dschaber am Euphrat, die auf einem mächtigen Hügel horizontaler Kreidekalke außerhalb des

[1]) Ich verdanke die Mitteilung der wohlgelungenen photographischen Aufnahmen von Biredjik, Harran, Sserin und Kalaat Dschaber der Freundlichkeit des Herrn Regierungsbaumeisters Dr. *Hinrichs*, der diese Gebiete im Winter 1910/11 in architektonischer Beziehung eingehend durchforscht hat.

Erdbebengebietes errichtet ist. Selbst die schlanken Minarets zeigen keinerlei Zerstörung, nur der Wüstenwind hat die Kanten abgeschliffen und an der Unterhöhlung und Abtragung des Sockels gearbeitet (Fig. 213). Die viel weiter östlich gelegenen antiken Ruinen von Nisibin sind ebenfalls nicht durch Erdbeben, sondern durch Feindeshand der Zerstörung geweiht worden.

Fig. 211.



Arabische Citadelle von Biredjik am Euphrat (etwas nördlich von der großen Brücke der Bagdadbahn). Wohlerhaltene, durch Erdbeben nicht beeinflußte Mauern auf ungestört lagernden Gesteinsschichten (Dr. *Hinrichs*).

Ein ganz anderes Bild zeigt das spätrömische Grabmonument von Sserin am Euphrat. Das ganze Bauwerk ist von unten bis zu den oberen Halbsäulen hinauf von klaffenden Rissen durchzogen, die allein auf Erdbeben zurückzuführen sind (Fig. 214 *a* u. 214 *b*). Noch stärker war ihre verheerende Wirkung in den Trümmern von Harran, dem alten, durch die Niederlage des Crassus bekannten Carrhae: die stehengebliebenen Fundamente zeigen auch hier die bezeichnenden, von unten nach oben verlaufenden Erdbebensprünge (Fig. 215).

Fig. 212.



Die altarabische Burg Kalaat Dschaber am Euphrat. Erdbebenschäden fehlen, die Lagerung der Gesteinsschichten ist horizontal und ungestört (Dr. *Hinrichs*).

Der Ausgangspunkt dieser Bebenregion, die sich bis in die Mitte des nördlichen Mesopotamiens erstreckte, bildet wahrscheinlich die Gegend von Aleppo. Diese Stadt wurde noch im 19. Jahrhundert von verschiedenen zerstörenden Beben heimgesucht: 1822 wurden zwei Drittel der Gebäude zerstört und das

Beben von 1830 war kaum minder furchtbar. Ältere seismische Zerstörungen gehören den Jahren 1104, 1139 und 1170 an. Der bauliche Zustand einzelner nicht wieder aufgebauter Ruinen sowie der noch wahrnehmbare Verlauf der Sprünge in den wieder hergestellten Häusern erinnert in Aleppo noch jetzt an die geschilderten Trümmerstätten aus mittelalterlicher und älterer Vergangenheit (Fig. 216).

Die Verwendung der antiken Tempeltrümmer als Kalkofen, als Steinbruch oder zur Aufführung von Befestigungsmauern — wie in Baalbek gehört einer weit späteren Zeit an und erklärt zwar das allmähliche Verschwinden der gewaltigen Baureste, nicht aber die erste Zerstörung der Tempel. Nur an einsamen Stätten — wie in Segesta auf Sizilien — verblieben die umgestürzten Säulentrommeln an

Fig. 213.



Kalaat Dschaber am Euphrat. Der Wüstenwind hat den Fuß der Säule des alten Minarets unterhöhlt. Erdbebenschäden fehlen. Originalaufnahme von Dr. *Hinrichs*.

Fig. 214 *a*.



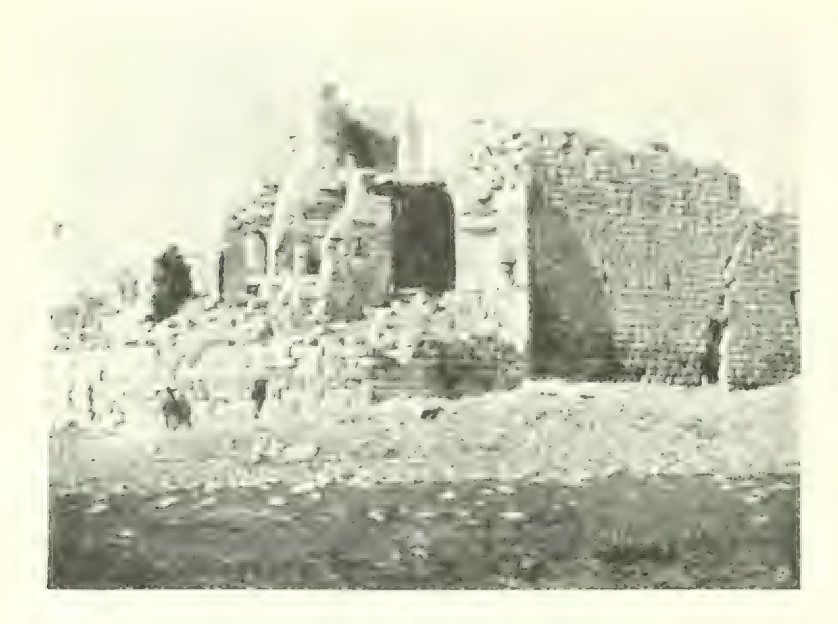
Fig. 214 *b*.



Römisches Grabmal bei Sserin am Euphrat, von Erdbebenrissen durchsetzt. Zwei Originalaufnahmen von verschiedenen Seiten von Dr. *Hinrichs*.

Ort und Stelle und zeigen durch ihre Lage noch heute die Richtung der seismischen Stöße an.

Fig. 215



Harrân (Carrhae) im nördlichen Mesopotamien, etwa halbwegs zwischen Euphrat und Tigris. Schwere Erdbebenschäden. Originalaufnahme von Dr. *Hinrichs*.

Jedenfalls vollzogen sich all diese Zerstörungsvorgänge an den seismisch besonders gefährdeten Küsten des ägäischen, jonischen und äolischen Meeres kurz bevor der Kuppelbau die Herrschaft gewann.

Kuppeln waren zwar auch in der früheren Kaiserzeit nicht unbekannt — es sei nur an das bekannte Beispiel des von Agrippa errichteten Pantheon erinnert. Aber widerstandsfähige Kuppeln — und



Fig. 216

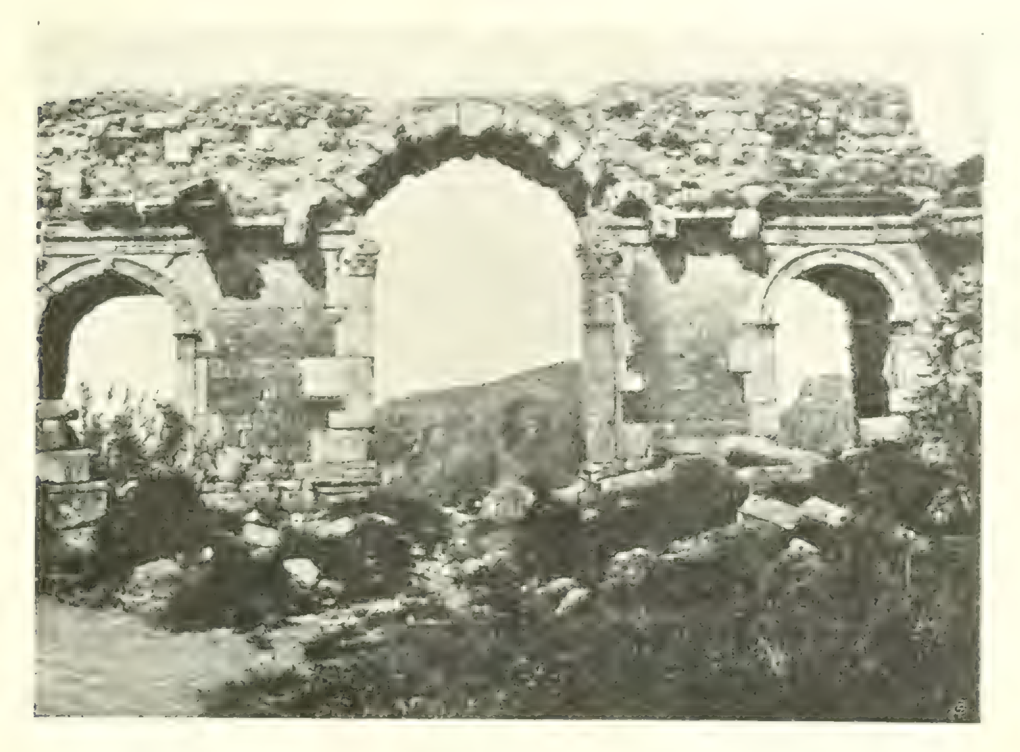


Aleppo. Die Mauern des Burghügels im Hintergrund sind durch Erdbeben zerstört, Gebäude und Minarets (im Vordergrund) wieder hergestellt.

zwar von vollkommen geschlossener Form — waren vor allem am Bosporus, in Kleinasien und in Nordsyrien im Gebrauch, während Bogengewölbe noch größere Verbreitung besitzen (Fig. 217).

Es ist jedenfalls kein Zufall, daß die von Justinian zum Bau der Hagia Sophia berufenen Baumeister Anthemios von Tralles und Isidoros von Rhodos aus dem Süden und Westen Kleinasiens, d. h. aus den seis-

Fig. 217.



Anazarbos (Anawarza), römische Ruine in Kilikien, nördlich der Bagdadbahn. Die Zerstörung ist durch Verwitterung, nicht durch Erdbeben bedingt.

misch besonders gefährdeten Gegenden stammen, in denen zum Teil der Kuppelbau schon früher heimisch war.

Der Kuppelbau in der Entwicklung der Baukunst.

Vielleicht gibt uns aber die Geschichte der Baukunst Aufschluß über die Frage, warum im sechsten Jahrhundert eine ganz abweichende Grundanlage der kirchlichen Monumentalbauten über den bisher üblichen Basilikastil die Oberhand gewinnt. Das große Handbuch der Architektur, dessen Abschnitt über altchristliche und byzantinische Baukunst von *Holtzinger*[1]) bearbeitet ist, gibt darüber folgende Auskunft:

„Schon seit Constantins Tagen gehen neben dem Schema der herrschenden Basiliken eine Reihe von Versuchen einher, auch im Dienste der Kirche die große künstlerische Aufgabe des Zentral- und Kuppelbaues zu fördern.

Ein Teil dieser Werke gehört in der Grunddisposition einer schon in der außerkirchlichen Architektur zahlreich vertretenen Baugattung an, derjenigen der Kreisanlagen. Die erste, einfachere Stufe dieser Gattung, im Altertum am großartigsten im Pantheon ausgebildet, wird in der

[1]) Seite 136—161. Die wichtigsten Sätze sind wörtlich zitiert.

kirchlichen Architektur des Abendlandes durch Schöpfungen wie Santa Petronilla und Sant'Andrea, ehemals neben St. Peter in Rom repräsentiert: ihnen gesellt sich im Osten St. Georg in Thessalonich zu."

Den altchristlichen Denkmälern von Rom und Saloniki steht die Kathedrale von Bosra im Hauran nahe, ein gegliederter Rundbau, der für die vorliegende Frage besonders wichtig ist. Bildet doch das Land jenseits des großen Syrischen Grabens einen der berüchtigtsten Erdbebenherde.

„Die Kirche war den hh. Sergius und Leontius geweiht und laut Inschrift im Jahre 511—12 vollendet worden. Der im Äußeren oblonge Bau stellt im Innern einen Kreis von reichlich 36 *m* Durchmesser und ostwärts sich anschließenden Presbyterium dar, das aus Apsis mit oblongem Vorraum, sowie je zwei Nebenräumen besteht. Gegen die Ecken des Oblongums weitet sich der Hauptraum in etwa 7·5 *m* weiten Apsiden aus.

Nur die Außenmauern und ein Teil des Tambours haben sich noch erhalten; die ganze Kuppel dagegen samt ihren Stützen ist verschwunden; vielleicht stürzte sie, zu schwach gestützt, bald nach Vollendung des Werkes zusammen; sie zu erneuern, getraute man sich nicht."

Ob der Einsturz nur infolge ungenügender Festigkeit oder was wahrscheinlicher ist, infolge eines Erdbebens erfolgt sei, das läßt sich naturgemäß nicht mehr feststellen.

Jedenfalls ist die Kuppel von Bosra sehr bald nach ihrer Erbauung wieder eingestürzt und man suchte nun einen „kümmerlichen Ersatz" zunächst in der Rückkehr zu der überlieferten Bauform, d. h. zu einer kleinen basilikalen Anlage.

„Was dem Meister von Bosra infolge zu großen Wagnisses in der Konstruktion, zu mangelhafter Sicherung der gewaltigen Kuppel mißlungen, das sollte wenige Jahre darauf ein anderer Künstler von kaum geringerem Wagemut in einem Werke leisten, das jetzt bald vierzehn Jahrhunderte ungefährdet überdauert hat: die den nämlichen Heiligen, Sergius und Bacchus, geweihte Kirche in Konstantinopel, die Vorgängerin der Hagia Sophia, in der die Reihe dieser Versuche ihren Gipfelpunkt erreichte.

Freilich die Grunddisposition, auf welcher diese letztgenannten Werke entstanden, war eine andere, aber für die Lösung des Kuppelproblems noch schwierigere: man verließ den Kreis als Grundlage für die Disposition der Kuppelträger; man stellte diese im Achteck, ja im Quadrat auf.

Die erwähnte oktogone Grundrißbildung, bei kleinen Abmessungen (Baptisterien) geläufig, ist früh vereinzelt auch bei großen Kirchen gewählt worden. Schon in Konstantins Zeit erstand die leider nur aus literarischen Notizen mangelhaft bekannte achtseitige Kirche in Antiochia, im gleichen Jahrhundert noch die Zentralanlage zu Nazianz in Kleinasien. Es ist bezeichnend, wie es von Anfang an der Osten des Reiches war, der das Problem des Zentral- und Kuppelbaues stets von neuem in Angriff nahm; kleinasiatischen Meistern auch, aus Milet und Tralles, war es vorbehalten, die höchste Lösung zu finden."

Auch *Holtzinger* betont also — ohne auf die Erdbebenfrage einzugehen — daß zuerst in Kleinasien und Syrien das Problem des geschlossenen Kuppelbaues gelöst wurde.

Mit der Kirche von Bosra im Hauran sind chronologisch wie in konstruktiver Beziehung direkt zusammenzustellen St. Sergius und Bacchus zu Konstantinopel und San Vitale in Ravenna. Beide führen das Problem der Kuppelanlage über einem Polygon seiner Lösung weiter entgegen.

„Der Meister von St. Sergius und Bacchus (jetzt Moschee Kütschük Aja Sophia, die kleine Sophienkirche genannt) war mit den im Osten altgewohnten Zentralanlagen wohl vertraut. Das System des Oktogons von Antiochia und Nazianz erscheint hier aufgenommen, und zwar statisch ohne Zweifel auf eine höhere Stufe gestellt. Nach den Angaben des zeitgenössischen Schriftstellers *Prokop* war der Bau im Jahre 527 begonnen“.

Über die engere Heimat der Kuppelbasilika gehen die Meinungen der Kunstgelehrten auseinander. *Strzygowski*[1]) kennzeichnet die entgegenstehenden Anschauungen kurz und treffend:

„Der Typus der Kuppelbasilika ist in Kleinasien nicht erst von Konstantinopel aus eingeführt worden; er ist dort vielmehr schon von Justinian voll entwickelt und eine der mannigfachen Formen, die den kleinasiatischen Baumeistern, die aus der Gegend von Ephesos, aus Tralles und Milet, an den Hof des baulustigen Justinian zogen, von der Heimat mit auf den Weg gegeben wurden. Hat man doch den Typus der Kuppelbasilika in eine der Ruinen von Ephesos selbst, den westlichen, gewöhnlich Hagia Triada genannten von den beiden Teilen der Doppelkirche hineinkonstruieren können.

Neuerdings hat man nachweisen wollen, daß gerade das Umgekehrte der Fall sei, die Kuppelbasilika erst mit jenem Prachtbau von Konstantinopel als Prototyp durch Anthemios von Tralles geschaffen worden sei und daß sowohl alle kleinasiatischen Bauten dieses Typus, wie die Sophienkirche in Salonik jünger als die große Sophia von Konstantinopel wären.“

Für die uns beschäftigende Frage, ob die Rücksicht auf Erdbebensicherheit Entstehung und Verbreitung des Kuppelbaus bedingt und gefördert habe, kommt diese kunsthistorische Kontroverse nicht in Betracht. Denn sowohl Bosporus und Propontis wie das nördliche und westliche Kleinasien und Syrien werden dauernd von schweren Beben heimgesucht.

Im Jahre 532 hatte Justinian Anthemios von Tralles und Isidorus berufen, als beim Nikaaufstande die alte, als Basilika angelegte Kirche der göttlichen Weisheit, die Hagia Sophia, durch Feuer zerstört worden war. Schon nach fünf Jahren konnte Justinian den Neubau weihen. Als dann 558 die Kuppel durch ein Erdbeben zerstört wurde, war es dem Kaiser beschieden, auch die Wiederherstellung des Werkes durch den jüngeren Isidorus, den Neffen des oben genannten, zu erleben.

[1]) Kleinasien, ein Neuland der Kunstgeschichte. 1903.

Holtzinger kennzeichnet die konstruktiven Grundgedanken der Sophienkirche in folgender Weise:

„Es erscheint die parallele Längengliederung der Basilika verbunden mit der in einem einzigen Kulminationspunkt gipfelnden Höhenentwicklung des Zentralbaues. Aber diese ingeniöse Verquickung ist nicht das einzige Überraschende der Anlage. Zugleich ist hier zum ersten Male der Versuch gemacht (und in Dimensionen durchgeführt, die nach Unterbrechung von einem Jahrtausend erst übertroffen wurden), einen quadraten Raum mittelst vier Pendantifs mit einer sphärischen Kuppel über dem eingeschriebenen Kreise zu überwölben. Vier Halbkreisbogen sind über die mit einem Abstand von 30 *m* errichteten Pfeiler geschlagen: mit den zwischen dieselben gespannten sphärischen Dreiecken nehmen sie unmittelbar das Kreislager der Kuppel auf. Den Seitenschub der letzteren fangen gegen Osten und Westen die an die Bogen gelehnten großen Exedrennischen auf; nach den anderen Seiten begegnen ihm die kolossalen Verstärkungen der Pfeiler selbst, die, zwar von breiten Bogendurchgängen durchbrochen, doch im Grunde eine einzige feste Masse bilden. Im Äußeren des Baues tritt ihre Mächtigkeit deutlich zutage“ (Fig. 196 u. 197).

Über die Kulturwelt, in der die Hagia Sophia erwuchs, erhalten wir Aufschluß durch die folgenden Worte *Strzygowskis*:

„Die Sophienkirche schöpft aus allen Strömungen die bis dahin in der christlichen Architektur aufgetreten waren. In jener Zeit lag das Streben in der Luft, Außergewöhnliches auf dem Gebiete des Monumentalbaues zu schaffen. Die Architekten wurden von allen Seiten durch eine ganz großartig emporgewachsene Strömung vorwärts gedrängt und waren vertraut mit den Errungenschaften, die in den Kreisen der verschiedenen Großstädte des Orients gezeitigt worden waren. So schufen die Baumeister Justinians ein außer aller Einzelrichtung liegendes, wunderbares Gesamtkunstwerk.“

Diese Auffassung begreift, wie es scheint, unbewußt auch meine aus geologisch-seismischen Beobachtungen erwachsene Anschauung in sich, daß nämlich für den Sieg des Kuppelbaues auch die rein konstruktiven Erwägungen der möglichsten Sicherung gegen Erdbebenschaden wesentlich waren.

Während für den Kuppelbau der byzantinischen Kirchen in den vorliegenden Handbüchern und Einzelschriften der Kunstgeschichte keinerlei Zusammenhang mit der Häufigkeit oder dem Fehlen von Erdbeben angenommen wird, findet sich ein sehr bezeichnender Hinweis in der die Aquädukte Stambuls[1]) behandelnden Darstellung von *Strzygowski* und *Forchheimer*:

„Die künstlerische Bedeutung des Justinian-Aquäduktes wird von seiner technischen vielleicht noch übertroffen. Die Beschränkung auf wagrechte und lotrechte Flächen ist aufgegeben, indem auf die Wirkungsart

[1]) Byzantinische Denkmäler II. 1893. S. 13, 14.

der Kräfte durch Anwendung von Mauermassen mit schrägen Ansichtsebenen in logischer Gedankenfolge Rücksicht genommen wurde. Sowohl durch diese freie Disposition geneigter Fronten, als auch durch den sinnvollen Wechsel in den Bogenspannweiten bekundet der Aquädukt in statischer Hinsicht einen großen Fortschritt den römischen Bauwerken gegenüber — den berühmten Pont-du-Gard bei Nîmes nicht ausgeschlossen — und stempelt seinen leider unbekannten Erbauer zu einem der ersten Ingenieure aller Zeiten, dessen geläuterte Anschauungen noch manchem Fachmann der Gegenwart zur Ehre gereichen würden. Derselbe scheint auf Erdbeben die größte Rücksicht genommen zu haben. Es ist bekannt, wie schwer Konstantinopel im fünften Jahrhundert und zur Zeit der Regierung Justinians in den Jahren 447, 542, 554, 555 und insbesondere 558 durch Erdbeben heimgesucht wurde und wie sehr man daher gerade in dieser Zeit bei Neubauten mit einer Wiederholung solcher Naturereignisse rechnen mußte (die sich von 867 und 975 bis 1895 und 1912 häufig genug wiederholt haben).

An dem Bauwerke erklärt sich mit Rücksicht auf diese Erdbeben das beiderseitige starke Vortreten der Pfeiler, wodurch ein seitliches Kippen des Aquäduktes vermieden werden soll, und die Ausdehnung der Pfeiler in der Längsrichtung des Bauwerkes zwischen je zwei Hauptöffnungen, wodurch vermieden wird, daß bei Einsturz eines Hauptbogens die anderen desgleichen einfallen müßten."

Aus der kurzen Wiedergabe dieser baugeschichtlichen Ausführungen ergibt sich, daß die ersten Anwendungen des Kuppelbaues in den besonders durch Erdbeben gefährdeten Gegenden von Kleinasien, Syrien und dem Bosporus erfolgten und daß ferner die Erreichung des großartigen Zieles immer wieder durch Einstürze unterbrochen wurde, deren Ursache auf Grund gesicherter historischer Überlieferung in den häufigen Erdbeben zu suchen ist.

Noch weiter gehen die Ausführungen des Grazer Kunsthistorikers *Strzygowski*, der in dem konstruktiven Grundgedanken der Aquädukte Justinians die Rücksichtnahme auf die Erdbebensicherung nachwies.

* *
*

Es sei noch einmal betont, daß die vorstehenden Ausführungen die Änderung der konstruktiven Grundanlagen nicht allein und ausschließlich auf die Erdbebenzerstörungen zurückführen wollen, sondern ihre Bedeutung als ein — neben anderen in der allgemeinen Kulturentwicklung liegenden Gründen — mit in Betracht kommendes Moment betonen.

Aber zwei Dinge stehen jedenfalls fest, 1. daß die Hagia Sophia selbst den auf dem lockeren Kalk von Stambul besonders gefährlichen Bebenstößen Widerstand geleistet hat, während z. B. die gewaltigen Mauern der alten oströmischen Hauptstadt viele Erdbebenschäden aufweisen und das große Steingebäude des Bazars in Stambul noch 1895 stark beschädigt wurde;

2. daß der Bauplan der Hagia Sophia — der sich gegenseitig stützenden und verjüngenden Halbkuppeln — in späterer byzantinischer und in noch späterer mohammedanischer Zeit das Vorbild für Kirchen und Moscheen in unveränderter Form oder in nicht allzu bedeutender Veränderung gegeben hat.

Auch anderwärts ist eine Abhängigkeit des Baustils von dem Fehlen oder Vorhandensein der Erdbeben unverkennbar. Die außerordentlich feingegliederten Verzierungen, die Türmchen und hohen Türme des gotischen Baustiles, ja die ganze Konstruktion des Spitzbogens konnte nur in Gegenden entstehen, die von zerstörenden Beben frei sind und diese Annahme trifft auch für Nordfrankreich und das außeralpine Deutschland zu.

Die Größenverhältnisse, deren Bedeutung für die Erhaltung oder Zerstörung der antiken Bauwerke in Erdbebengebieten oben berührt wurde, spielen in der neueren Baukunst eine bedeutsame Rolle. In Erdbebengegenden wie in den pacifischen Gegenden Mexikos oder in dem dalmatinischen Ragusa sind Kirchen und Profangebäude in einer eigentümlichen untersetzten zwerghaften Form ausgeführt; trotzdem die Baudenkmäler Ragusas der Frührenaissance, die meist überreich ornamentierten Kirchen der mexikanischen Städte dem Barock und dem Rokoko angehören, besitzen beide doch eine gewisse Habitusähnlichkeit, weil hier wie dort die Baumeister nur Bauten von verhältnismäßig geringer Höhe mit sehr starken Mauern ausgeführt haben.

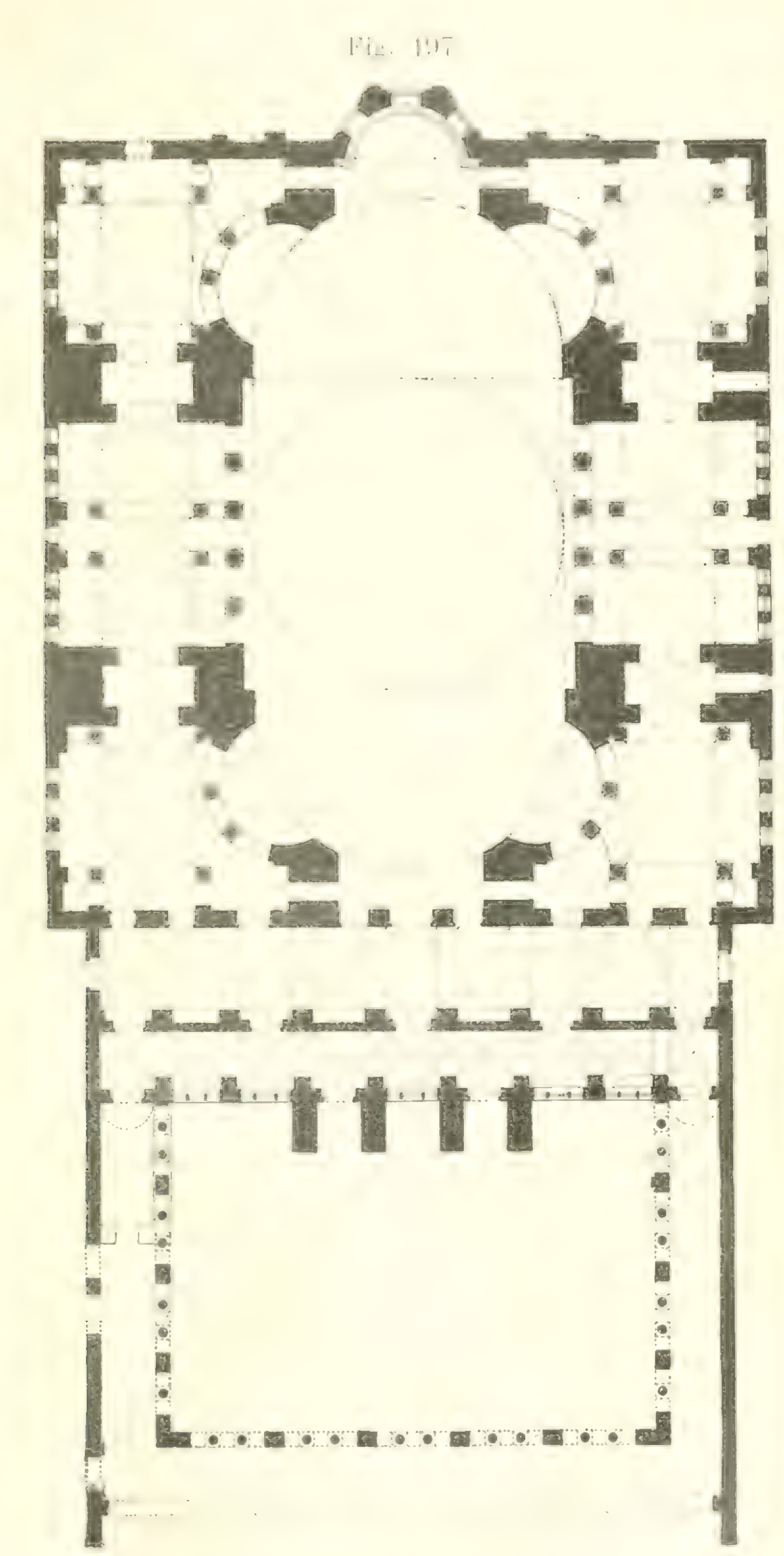
Ergebnisse:

1. Eine bewußte Rücksichtnahme auf Sicherung gegen Erdbebenschäden läßt sich an dem Kuppelbau byzantinischer Kirchen sowie an den Aquädueten Konstantinopels (an letzteren nach *Forchheimer* und *Strzygowski*[1]) mit Sicherheit nachweisen.
2. Der Sieg des byzantinischen Kuppelbaues über den bisher herrschenden Basilikastil bereitet sich — unterstützt durch mannigfache Einflüsse der allgemeinen Kulturentwicklung — während des fünften Jahrhunderts unserer Zeitrechnung allmählich vor und entscheidet sich im sechsten Jahrhundert unmittelbar nach einer Periode zerstörender Erdbeben.
3. Die Hagia Sophia, das hervorragendste Denkmal des Kuppelbaus und der Ausgestaltung der Innenarchitektur überhaupt, hat trotz geologisch ungünstigen Untergrundes fast anderthalb Jahrtausende überdauert, während in geringer Entfernung die Konstantinopler Stadtmauer stark durch Erdbeben gelitten hat.

[1]) Ein besonderer Hinweis auf die Beeinflussung der Bauausführung durch Erdbebensicherung findet sich für den sogenannten Justinian-Aquädukt bei Konstantinopel in dem Werke von *Forchheimer* und *Strzygowski*.

Druck von Gottlieb Gistel & Cie., Wien, III., Münzgasse 6.

Fig. 197



Sophienkirche zu Konstantinopel (Grundriß. $^1/_{1000}$ w. Gr.).

Druck von Gottlieb Gistel & Cie. in Wien.





